ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XVI

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1902

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

Corbeil. Imprimerie Éd. Crété.

77e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE T. XVI. No 1

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XVI. — No 1

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1902

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en septembre 1902.

Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement annuel à chacune des parties, zoologie ou botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

TOMES I à XXII (1879 à 1891).

Chaque volume.................. **15 fr.**

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections :

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
GÉOLOGIE, 22 volumes..............................		330 fr.

RECHERCHES BIOLOGIQUES EXPÉRIMENTALES

SUR LA

RESPIRATION DES ANNÉLIDES POLYCHÈTES

PAR

M. JEAN BOUNHIOL,

LICENCIÉ ÈS SCIENCES PHYSIQUES ET ÈS SCIENCES NATURELLES,
DOCTEUR EN MÉDECINE,
CHEF DES TRAVAUX ZOOLOGIQUES A L'ÉCOLE SUPÉRIEURE DES SCIENCES D'ALGER

INTRODUCTION

Les recherches, dont les résultats sont consignés dans le présent travail, ont été faites en partie à Alger, au laboratoire de zoologie de l'École supérieure des Sciences, en partie au laboratoire maritime du Muséum, installé dans l'ilòt de Tatihou, près de Saint-Vaast-la-Hougue.

Pour les entreprendre, il fallait avoir, en premier lieu, la possibilité de se procurer facilement des types nombreux et variés d'Annélides; il fallait, en outre, disposer d'un certain nombre d'instruments indispensables.

La première condition était fort mal remplie à Alger où la mer, sans marées, rendait inaccessibles toutes les espèces de fond. La présence des espèces pélagiques est extrêmement incertaine, irrégulière et fugace et j'ai passé deux ans sans pouvoir les étudier convenablement.

Il ne me restait comme ressource à peu près unique que

le *Spirographis Spallanzanii* qui foisonne dans le port sur la coque des chalands et des bateaux depuis longtemps immobiles et sur les vieux morceaux de bois flottants. J'avais là des matériaux de travail peu variés, mais surabondants, inépuisables et toujours facilement accessibles.

A Tatihou, au contraire, j'ai rencontré une faune annélidienne d'une richesse et d'une variété admirables. Toutes les espèces que j'y ai étudiées pouvaient être pêchées à marée basse, les unes à n'importe quelle époque, les autres pendant les grandes marées seulement, toutes commodément. Il n'y a que quelques rares espèces de fond (*Chætopterus variopedatus*, *Polycirrus hematodes* et *P. aurantiacus*) dont il ne m'a pas été possible d'avoir un nombre d'exemplaires aussi grand que je l'eusse souhaité.

Les instruments dont j'avais besoin, très simples, bien qu'un peu spéciaux pour un laboratoire de zoologie, n'existaient ni au laboratoire de zoologie de l'École des Sciences d'Alger, ni à Tatihou; mais j'ai rencontré un peu partout une bienveillance, une bonne volonté et des sympathies précieuses dont l'aide efficace a rendu possible l'achèvement de cette étude.

J'adresse à M. Edmond Perrier, directeur du Muséum d'Histoire naturelle, mon éminent Maître, l'expression de ma reconnaissance pour l'accueil bienveillant que j'ai toujours trouvé auprès de lui, et je le prie de vouloir bien accepter la dédicace de ce travail.

Au laboratoire maritime du Muséum que M. Edmond Perrier a installé et dont l'importance scientifique croît tous les jours, grâce à son active vigilance, j'ai trouvé des conditions de travail particulièrement excellentes, n'existant guère ailleurs, aussi bien au point de vue zoologique qu'à celui de la vie matérielle.

M. Malard, chef des travaux scientifiques du laboratoire, a été d'une obligeance parfaite et je le remercie bien sincèrement de toute la peine qu'il a bien voulu se donner pour me procurer instruments et animaux.

Les grands laboratoires ne sont pas seulement utiles par les nombreux et puissants moyens d'action dont ils disposent. Ils ont encore l'inappréciable avantage de mettre les travailleurs en relation les uns avec les autres. J'ai eu, pour ma part, la bonne fortune de rencontrer à Tatihou M. Fauvel, professeur de zoologie à l'Université catholique d'Angers, dont la compétence faunique et biologique sur les Annélides de Saint-Vaast m'a été du plus grand secours. Je lui dois la capture de quelques types que je n'avais pas pu me procurer jusque-là et la détermination de presque toutes les espèces sur lesquelles j'ai expérimenté. Je le prie de recevoir mes remerciements et l'assurance de ma bien vive sympathie.

A Alger, je me suis trouvé, au début, dans une pénurie de matériel à peu près complète. Je suis allé frapper à la porte des laboratoires voisins pour rassembler les quelques instruments qui m'étaient indispensables et j'ai suppléé de mon mieux à ceux qui me manquaient absolument. Je suis heureux de pouvoir dire aujourd'hui ma gratitude aux bonnes volontés qui me furent accueillantes et serviables.

M. le professeur Viguier a bien voulu me fournir des produits chimiques et acquérir, pour le laboratoire de l'École des Sciences, un certain nombre d'instruments.

L'inépuisable obligeance de M. le professeur Thomas et sa remarquable habileté de souffleur de verre m'ont tiré bien souvent d'embarras; je lui dois la construction de trompes délicates, à débit très faible, et d'élégants appareils très démonstratifs que je ne pouvais ni fabriquer moi-même, ni faire exécuter à Alger.

M. le professeur Ficheur a bien voulu me prêter et laisser transporter au laboratoire de zoologie une balance de précision qui me manquait.

M. le professeur Muller, en de nombreuses circonstances, a mis à ma disposition toute une verrerie chimique.

Je ne veux pas clore cette liste avant d'y avoir inscrit le nom de mon excellent collègue et ami, M. Foix, Chef des

Travaux de Chimie, qui a bien souvent médité avec moi sur les difficultés expérimentales qui se présentaient et m'a aidé à les surmonter.

J'adresse à tous mes remercîments reconnaissants.

En dehors de quelques lacunes légères que les circonstances m'ont contraint de laisser, cette étude forme un tout assez complet, pouvant se suffire à lui-même. Mais, par delà les Annélides, elle soulève aussi des questions d'ordre plus large, intéressant la Biologie générale. Ces questions, simplement amorcées, exigent des recherches particulières que je n'ai pas pu entreprendre concuremment avec celles-ci, mais que j'espère pouvoir aborder bientôt.

Alger, le 20 février 1902.

PREMIÈRE PARTIE

I

État de la question. — Considérations générales.

En dehors des Vertébrés, qui ont surtout servi de champ d'expériences à la Physiologie humaine, il n'existe pour ainsi dire pas de Physiologie comparée.

Sur les animaux inférieurs, on n'a encore, à ce point de vue, que des jalons, des faits isolés et disparates. On ne sait pas de quoi se nourrissent la plupart d'entre eux, ni quelle est leur chimie digestive; on ne sait rien sur l'activité et l'intensité de leur respiration, sur les produits qu'ils sécrètent ou excrètent; on ne connaît pas toujours l'époque de leur reproduction, on ne sait presque jamais la durée de leur vie normale, on ignore les phénomènes biologiques par lesquels se traduisent chez eux la vieillesse et l'usure vitale. Et je ne parle là que de choses très simples.

Voici longtemps déjà que le maître éminent qu'est le professeur Giard s'efforce de donner aux études biologiques toute leur signification et toute leur ampleur. Cette impulsion a été féconde en résultats. Mais l'observation des phénomènes de la vie exige une patience longuement persévérante et l'expérimentation physiologique n'est pas toujours facile à réaliser. C'est pour cela que, en dehors de quelques essais, récents pour la plupart, il a été si peu tenté dans cette voie.

En ce qui concerne spécialement les Annélides, on peut considérer l'anatomie, le développement, la classification

comme parfaitement connus dans leurs lignes fondamentales; seules, des questions de détail restent à élucider. Au point de vue physiologique, au contraire, il n'existe presque rien de précis, rien de démontré ou de mesuré, et, parmi toutes les fonctions organiques, l'une d'elles est ici plus particulièrement mal connue. Je veux parler de la fonction respiratoire.

Le siège de cette fonction est encore mal défini et discuté. C'est que, en effet, les organes respiratoires des Annélides sont rarement comparables de famille à famille et même de genre à genre, d'espèce à espèce.

Typiquement, les branchies des Vers annelés sont des expansions tégumentaires de la partie dorsale de la rame dorsale des parapodes. Mais sous le même nom de branchies, on désigne aussi les panaches céphaliques des Tubicoles, les filaments des *Cirratulidæ*, les organes anangiés des *Sigalionidæ*, et bien d'autres organes d'aspect, de situation et de constitution anatomique variés, impossibles à homologuer.

Les auteurs qui se sont spécialement occupés des Annélides n'ont abordé qu'accessoirement les questions physiologiques, et sans leur donner, d'ailleurs, de solution satisfaisante.

Un rapide coup d'œil sur leurs travaux permet de s'en assurer.

De Quatrefages écrivait, en 1868 :

« Dans aucun autre groupe du Règne animal, l'appareil respiratoire ne paraît avoir moins d'importance que chez les Annélides. Il se montre très développé ou complètement atrophié dans des espèces voisines sous tous les autres rapports. »

De Quatrefages et, avec lui, H. Milne-Edwards, regardait comme servant à la respiration du sang « les mamelons accessoires du pied de certaines espèces abranches, mamelons sur lesquels on voit des réseaux sanguins exceptionnellement fins et serrés », aussi « les plaques rouges qu'on rencontre au pied des Clyméniens ».

Le tube digestif, soit dans son entier, soit par quelques-unes de ses parties, lui semblait aussi « pouvoir intervenir activement dans les actes respiratoires ». Et, il citait à l'appui de cette hypothèse, le cas de certains Syllidiens avalant à la fois des quantités d'eau relativement considérables qui séjournent dans la portion antérieure de l'intestin.

Il ajoutait, enfin, que chez tous les Annélides, même chez ceux où l'appareil branchial est le plus développé, « la peau paraît jouer un rôle très réel dans la respiration ».

En ce qui concerne le liquide cœlomique, il faisait une énumération parallèle des branchies lymphatiques auxquelles il refuse la constitution anatomique des branchies vraies, puis « des autres organes qui servent bien probablement à la respiration du liquide de la cavité générale, comme les cirres préhensiles des Hermelles, et ceux des Terebelles, et encore « la cavité des pieds qu'il regarde comme devant jouer un rôle considérable chez tous les Annélides dans la respiration du liquide cavitaire », parce qu'il a presque toujours constaté, à la base des pieds, des cils vibratiles et une peau fort mince par places.

Chez tous les Annélides enfin, et surtout pour les petites espèces, il regarde la respiration du liquide cœlomique comme devant s'effectuer par l'intermédiaire de toute la peau.

Presque à la même époque, et un peu plus tard, Claparède écrivait sur les Aphroditiens : « Les prétendus cirres dorsaux des Sigalionides sont des branchies armées d'une grande frange de cils vibratiles. Sans doute, ce sont des branchies lymphatiques, mais, sauf l'absence de vaisseaux, elles ressemblent parfaitement aux branchies des Spiodiens. A côté de ces branchies, on trouve dans la règle des mamelons ornés d'une frange de cils dont la signification m'échappe. »

Sur les Euniciens, à propos du cirre dorsal du *Staurocephalus Chiajii*, il ajoutait : « Je ne pense pas qu'on puisse hésiter à considérer ce cirre comme une branchie, d'autant

moins que son côté dorsal est couvert de cils vibratiles. Sans doute, ce ne sont pas là les seules localisations de la fonction respiratoire. L'oxygénation du sang a aussi vraisemblablement lieu dans les réseaux des côtés des segments, et de la base des rames pédieuses. »

A côté de ces obscurités, de ces incertitudes, que trouvons-nous chez les auteurs contemporains?

M. Cuénot, qui a longuement étudié le sang, et le liquide cavitaire des Annélides (1891), croit que chez les Phyllodociens, Aphroditiens et Syllidiens, groupes à sang incolore, et, d'ailleurs, manquant d'organes respiratoires différenciés, « l'appareil vasculaire perd sa fonction respiratoire, contient le même liquide que la cavité générale, et n'a guère d'autre rôle que de répandre les produits de la digestion. Chez les Aphroditiens, si cet appareil est tel que M. Jacquet le décrit, on peut le considérer comme n'ayant plus aucun rôle physiologique. » Et plus loin : « Le liquide cavitaire respire par l'intermédiaire de branchies lymphatiques (Sigalion), et le plus souvent à travers la peau. »

M. Malaquin, dans son travail publié en 1893 sur les Syllidiens, émet, de son côté, quelques hypothèses respiratoires :

« Les points où la respiration par la peau peut le mieux s'effectuer paraissent surtout localisés dans les parapodes. Très souvent, en effet, il s'y trouve soit des champs vibratiles, soit des mouchets de cils; en outre, l'épiderme y est quelquefois très mince. » Et ailleurs, il ajoute :

« La respiration ne s'effectue pas seulement par la peau. Comme je l'ai décrit plus haut, les Syllidiens avalent de l'eau en quantité considérable ; la respiration pourrait donc s'effectuer par l'épithélium intestinal. Je pense que les cæcums ventriculaires, quand ils existent, pourraient jouer un rôle plus considérable dans ce sens. Ce sont, comme nous l'avons vu, des réservoirs d'eau ; lorsqu'ils sont distendus, leurs parois ciliées deviennent très minces, et l'on

comprend que cette disposition ne peut que faciliter les échanges respiratoires. »

Enfin, et pour résumer les connaissances actuelles sur la respiration des Annélides, je rapporterai ce qu'en dit Edmond Perrier dans son *Traité de Zoologie* (1897).

Il admet la très grande et très générale importance de la respiration tégumentaire; il pense que les cirres en se modifiant plus ou moins « peuvent tenir lieu d'organes respiratoires, comme c'est le cas pour les cirres aplatis en lames foliacées des *Myrianidæ*, des *Phyllodocidæ* et des *Lysaretinæ*. »

Il reconnaît, du reste, l'extrême difficulté qu'il y a, chez beaucoup de Polychètes, à distinguer les cirres des organes qu'on peut regarder comme de véritables branchies.

A l'égard des branchies lymphatiques, il s'exprime ainsi : « Le nom de branchies n'est appliqué que par une sorte d'abus de langage à certaines expansions tégumentaires d'Annélides dépourvus d'appareil circulatoire. On pourrait, ajoute-t-il très justement, désigner ces branchies sous le nom de branchies cœliaques; le nom de branchies lymphatiques ne saurait, en effet, leur convenir, puisque le liquide de la cavité générale n'est pas ici seulement de la lymphe, mais cumule les fonctions de la lymphe et du sang. »

Ainsi qu'on vient de le voir, la respiration des Annélides n'est traitée chez tous les auteurs qu'à l'aide d'hypothèses variées, quelquefois contradictoires, et, depuis De Quatrefages et Claparède, la question ne paraît pas avoir avancé. C'est toujours de la Physiologie purement intuitive.

La raison en est peut-être dans la complication considérable introduite, dans les phénomènes respiratoires des Annélides, par l'existence de deux liquides nourriciers : le sang et le liquide de la cavité générale, et aussi par le polymorphisme extraordinaire des organes de la respiration. Ce polymorphisme est tel qu'Edmond Perrier se trouve dans l'obligation de définir les branchies des Anné-

lides « toute expansion tégumentaire suffisamment vascularisée pour jouer un rôle dans la respiration ».

Il y a, d'ailleurs, toutes les combinaisons et tous les intermédiaires possibles entre l'existence, isolée ou simultanée, d'un appareil circulatoire contenant du sang coloré ou non, d'un liquide cavitaire incolore ou coloré, de branchies sanguines ou cœliaques, et l'absence totale de sang et d'appareil circulatoire, de branchies d'aucune sorte.

Devant cette complexité considérable, un certain nombre de questions se posent tout d'abord :

Est-il bien vrai que tout ce qu'on a appelé branchies soit des branchies en effet ? Quel est au juste le rôle des branchies cœliaques et la fonction du liquide cavitaire? Que faut-il penser de l'aptitude respiratoire de l'intestin des *Syllidæ*, des cirres foliacés des *Phyllodocidæ*, des filaments préhensiles des *Cirratulidæ* et des *Terebellidæ* ?

A côté de ces questions, constituant ce qu'on pourrait appeler des *problèmes respiratoires qualitatifs*, il m'a paru intéressant de soulever et d'étudier ce que j'appellerai par opposition des *problèmes quantitatifs*. Ceux-ci sont destinés à fournir des renseignements précis sur l'activité respiratoire des divers types d'Annélides, et sur les relations de cette activité avec les dimensions du corps, avec l'habitat et le genre de vie, avec la maturité sexuelle et les métamorphoses, avec quelques milieux accidentels artificiellement reproduits, avec, d'une manière générale, les diverses conditions physiques et biologiques.

A toutes ces questions, j'ai cherché des réponses. Le présent travail en établit un certain nombre, les autres seront poursuivies dans des recherches ultérieures.

Pour la commodité et la clarté de l'exposition, j'ai réuni dans une Première Partie toutes les questions générales de méthodes, de procédés, de dispositifs expérimentaux. Une Deuxième Partie est consacrée à la discussion et à l'interprétation des résultats. Enfin, dans une Troisième Partie, seront placés une rapide comparaison des résultats trouvés

chez les Annélides avec ceux connus chez les autres animaux, et un Résumé général.

II

Quelques considérations physico-chimiques sur l'eau de mer, milieu respirable des Annélides Polychètes.

Le problème posé comme il vient d'être dit, l'expérimentation physiologique seule était capable d'en fournir la solution.

Cette expérimentation devait porter sur deux éléments principaux : les animaux et le milieu respirable, c'est-à-dire l'eau de mer.

Mais les animaux pouvaient-ils s'y prêter sans dommage? Et d'autre part, le milieu était-il stable et n'offrait-il pas des particularités physico-chimiques dont il faudrait tenir compte?

Telles sont les deux questions qui me préoccupèrent tout d'abord.

A l'égard des animaux, trois ordres de considérations me firent immédiatement supposer que leur étude expérimentale serait réalisable et féconde.

Les Annélides sont des animaux qui, dans l'immense majorité des cas, vivent bien et fort longtemps en captivité dans de simples récipients ouverts à l'air libre.

De Quatrefages et Claparède ont conservé ainsi un très grand nombre d'espèces sans prendre d'autre précaution que de remplacer de temps en temps par de l'eau douce les pertes que l'évaporation faisait subir à l'eau de mer. Soulier, Gravier, Fauvel, et tous les auteurs qui ont spécialement observé les Annélides, ont constaté les mêmes faits. Fauvel a gardé des Annélides, plus d'un an, en vase fermé et il a vu

des Néréis se transformer paisiblement en Hétéronéréis sans la moindre perturbation et à l'époque réglementaire.

J'ai, à cet égard, observé toutes les espèces sur lesquelles ont porté mes expériences, et, à part quelques rares cas de fragilité et d'acclimatation difficile — chœtopterus en particulier — tous mes animaux vivaient très bien dans l'eau de mer non renouvelée, mieux encore dans l'eau de mer renouvelée de temps en temps, et, pour ainsi dire indéfiniment, dans de l'eau de mer non renouvelée mais constamment aérée. — Dans le cas le plus longuement suivi, les animaux étaient parfaitement vigoureux au bout de six mois.

Une autre circonstance remarquable, et, d'ailleurs, bien connue, est la facilité avec laquelle les Annélides mutilés réparent leurs pertes de substance. Tous ceux qui ont récolté ces animaux ont remarqué la différence de coloration qui existe généralement entre les tissus primitifs et les tissus récemment bourgeonnés. Cette particularité m'a permis d'utiliser fructueusement les procédés précis et démonstratifs de la vivisection et de tenter toute une série nouvelle d'expériences.

Enfin, — et cette dernière circonstance peut être considérée comme une conséquence de l'extraordinaire vitalité de ces animaux, — les Annélides résistent remarquablement à l'intoxication chimique et aux changements chimiques du milieu respirable. A part les réactifs acides vis-à-vis desquels, ainsi que De Quatrefages l'avait déjà observé, les Annélides réagissent violemment, des modifications chimiques, même considérables, de leur milieu respirable, leur sont parfaitement indifférentes. Ceci m'a permis de ne pas tenir compte de variations chimiques légères, telles, par exemple, que l'addition de quelques gouttes de Phénolphtaléine rougie à la soude ou à la chaux, et d'étudier méthodiquement les variations profondes telles que : diminution ou augmentation graduelle de la salure, oxygénation plus active, etc...

Le premier point est donc élucidé : les Annélides se

prêtent remarquablemont à l'expérimentation la plus étendue et la plus variée.

Le second point relatif à l'eau de mer était, *a priori*, plus incertain.

C'est que l'eau de mer, en effet, présente une complexité chimique considérable et qu'elle est le siège d'équilibres chimiques incessamment variables. Avant d'aller plus loin, il est indispensable d'avoir sous les yeux les chiffres donnant la composition des gaz contenus dans l'eau de mer normale.

Un grand nombre d'auteurs ont analysé l'eau de mer. Ils ont trouvé, par litre, une quantité de substances solides (chlorures, sulfates et carbonates principalement) oscillant autour de 36 grammes pour l'Atlantique, et de 38 grammes pour la Méditerranée. Les résultats trouvés pour les gaz sont bien moins concordants.

Morren [**1844**], puis Lewy [**1846**] ont utilisé l'ébullition pour extraire les gaz de l'eau de mer. Lewy trouve que la composition du gaz total ainsi obtenu n'est pas la même la nuit que le jour et varie avec l'état nuageux ou lumineux de l'atmosphère.

Il trouve en moyenne pour l'Atlantique 20 centimètres cubes de gaz par litre, répartis comme suit :

CO^2	18 p. 100 environ.
O	33 —
Az	49 —

Carpenter donne comme masse gazeuse totale, pour l'Atlantique, 22 à 30 centimètres cubes par litre, ainsi composée :

	Surface.	Par 1 568 mètres. de fond.
CO^2	20,84 p. 100	48,3 p. 100
O	25 —	17,2 —
Az	54,21 —	34,5 —

Jolyet et Regnard [**1877**] ont utilisé la pompe à mercure et distinguent, dans leur étude, les gaz *simplement dissous*

pouvant être dégagés par le vide et la chaleur seuls, et les gaz combinés (anhydride carbonique se dégageant de l'eau après l'addition d'un acide). Ils trouvent ainsi pour l'eau de surface :

Gaz de l'eau de mer rapportés à 1 litre d'eau.

GAZ LIBRES.			CO_2 combiné.	
CO^2.	O.	Az.		
3,6	5,6	13,7	43,7	Croisic (septembre).
4,9	6,34	14,1	42,9	— —
2,1	5,7	12,9	41,5	— —
5,0	5,7	14,0	62,0	Dieppe (octobre).
9,2	4,5	12,5	35,5	Concarneau (août).
9,1	4,8	12,8	36,0	—

Ce qui revient en moyenne aux chiffres suivants :

CO^2..........	5,66	24cc,43	22 p. 100
O............	5,44		21 —
Az...........	13,33		53 —

Cette composition varie relativement peu suivant les localités et suivant l'état lumineux de l'atmosphère, mais varie sensiblement avec la profondeur où l'oxygène et l'azote paraissent diminuer et l'anhydride carbonique augmenter beaucoup.

Je ferai remarquer, avant d'aller plus loin, que l'anhydride carbonique que Jolyet et Regnard rangent dans les gaz libres, simplement dissous, n'existe pas, en réalité, dans l'eau de mer, à l'état de simple dissolution physique. Il n'y a point de CO^2 libre dans l'eau de mer : une partie est fortement combinée (carbonates neutres), l'autre partie est faiblement combinée (bicarbonates instables). Ceci résulte de recherches récentes, excellemment exposées par J. Thoulet [**1890**], et à qui j'emprunte les considérations qui vont suivre.

M. Tornoë a trouvé, en effet, que la quantité totale de CO^2 recueillie dépasse celle qui est nécessaire pour saturer, à

l'état de carbonates, les bases évaluées par le dosage à la soude. Comme, d'autre part, la réaction de l'eau de mer est très nettement alcaline, il ne peut y avoir d'anhydride carbonique libre et l'excès de celui-ci ne peut exister qu'à l'état de bicarbonates. Par de très nombreuses analyses, M. Tornoë a, d'ailleurs, reconnu que la proportion de CO^2 afférente aux carbonates est remarquablement uniforme tandis que la portion correspondante aux bicarbonates présente, au contraire, des irrégularités assez grandes, atteignant 8 milligrammes par litre. En moyenne, il a trouvé que la teneur en CO^2 de l'eau de mer pouvait être représentée, par litre, par les chiffres suivants :

$52^{mgr},78$ correspondant aux carbonates
et
$43^{mgr},64$ correspondant aux bicarbonates.

Ce qui, en volume, à 15° et à la pression atmosphérique, correspond environ à :

$29^{cmc},3$ pour les carbonates
et
$24^{cmc},2$ pour les bicarbonates.

Ces résultats sont très notablement différents de ceux trouvés par Jolyet et Regnard.

De son côté, M. Dittmar, après de nombreuses analyses exécutées sur les échantillons du *Challenger*, conclut que l'eau de l'Océan, quelles que soient la profondeur et la localité d'où elle provient, contient des bases en excès, c'est-à-dire en quantité plus grande que n'en peuvent saturer les acides dosés dans l'échantillon. Ces bases en excès sont à l'état de carbonates neutres et, en outre, sont combinées avec un excès d'acide carbonique qui, dans la majorité des cas, est inférieur — parfois égal et très rarement supérieur — à la quantité exigée pour produire des bicarbonates.

De l'ensemble de ces résultats se dégagent nettement les considérations suivantes :

a) L'acide carbonique de l'eau de mer est tout entier

combiné, une partie l'est stablement, l'autre faiblement.

b) La proportion de CO^2 fortement combinée est constante, celle faiblement combinée est, au contraire, assez variable; elle augmente, en particulier, avec la profondeur, sans aller toutefois jusqu'à dépasser la quantité nécessaire à la transformation de tous les carbonates neutres en bicarbonates.

Je n'avais donc à me préoccuper ni de l'acide carbonique fortement combiné, puisque cette quantité est constante, ni des variations dues à la profondeur puisque j'ai toujours opéré avec de l'eau de mer superficielle. Je n'avais à envisager que les variations de CO^2 faiblement combiné, les variations de l'oxygène et de l'azote dissous étant peu considérables et pouvant être négligées, surtout dans des opérations faites pendant la même saison et à température sensiblement uniforme.

Il ne me restait qu'à savoir comment se comportent ces bicarbonates instables dans une masse déterminée d'eau de mer à la température de 18 à 21°, quand des animaux y vivent et quand un courant d'air la traverse.

L'équilibre chimique dans un volume déterminé d'eau de mer ordinaire dépend uniquement de la température et de la pression propre de l'anhydride carbonique dans l'air. Celle-ci est sensiblement constante et égale à 0,000 3 d'atmosphère. D'autre part, à des températures de 18 à 21°, la tension de dissociation des bicarbonates est environ de 0,000 5; il y aura donc à cette température diffusion lente de CO^2 par la surface libre jusqu'à ce que la tension propre de CO^2 dans l'atmosphère située au-dessus de cette surface libre soit devenue 0,000 5. Ces prévisions sont théoriques. En réalité, la diffusion de CO^2 est extrêmement lente et l'équilibre n'arriverait à se produire qu'au bout d'un temps très long. Si des animaux vivent dans cette eau de mer, il y aura évidemment diffusion plus grande de CO^2 mais ici encore cette diffusion sera si lente que l'anhydride carbonique s'accumulera rapidement dans l'eau.

Si un courant d'air ordinaire traverse de l'eau de mer seule, les conditions de diffusion seront très approximativement les mêmes que dans le premier cas, sauf augmentation, facile à prévoir et à calculer, due à l'accroissement de la surface diffusante.

Mais si cet air est préalablement privé de son anhydride carbonique, la dissociation des bicarbonates se trouve notablement accélérée ; elle n'est pas, d'ailleurs, totale ou, du moins, elle n'a jamais été totale au bout d'un temps égal à la durée maxima de mes expériences. Dans ces conditions, si l'acide carbonique était simplement dissous, le passage d'un courant d'air décarboniqué provoquerait rapidement son départ total.

Cet état de combinaison introduit donc une incertitude relativement à la quantité de CO^2 pouvant être entraînée dans des conditions déterminées, puisque la loi suivant laquelle se produit la dissociation n'est pas une loi simple.

Si, maintenant, des animaux respirent dans de l'eau ainsi aérée par de l'air décarboniqué et qu'on veuille mesurer l'anhydride carbonique entraîné, l'incertitude sera plus grande encore, la quantité de CO^2 mesurée correspondant à une somme dont les diverses parties ne peuvent pas être évaluées séparément.

Il est visible à présent que, pour éviter ces perturbations et écarter ces causes d'erreur, il suffit de faire passer dans l'eau où vivent des animaux, un courant d'air ordinaire. De cette manière, l'anhydride carbonique produit par la respiration sera seul entraîné (la dissociation des bicarbonates n'intervenant pas sensiblement) et s'ajoutera simplement à celui que l'air contenait initialement.

L'erreur par excès se trouve ainsi évitée. Avec un débit gazeux convenable, qui empêchera l'accumulation de CO^2 dans l'eau, on pourra toujours éviter l'erreur par défaut.

L'oxygène consommé est, d'ailleurs, incessamment récupéré aux dépens de l'air qui passe. J'ai vérifié ce fait très souvent au moyen de dosages de l'oxygène de l'eau pratiqués

avant et après de longues expériences. Ces dosages étaient effectués par la méthode de Schützenberger, basée sur l'emploi de l'hydrosulfite de soude, et la quantité d'oxygène dissous fut trouvée très sensiblement constante.

Ce procédé a donc l'avantage de maintenir les bicarbonates de l'eau de mer et l'oxygène dissous dans un équilibre à peu près parfait pour la température de l'expérience, et de laisser ainsi au milieu respirable une composition constante et ses propriétés normales.

III

Méthodes et dispositifs expérimentaux.

§ 1. — Historique.

Un certain nombre de méthodes ont été imaginées pour étudier la respiration des animaux aquatiques. Je ne cite que pour mémoire les premiers tâtonnements, les premières tentatives de Davy en 1799, de Spallanzani en 1803, de Provençal et Humboldt en 1809 et j'arrive tout de suite à l'époque contemporaine.

En 1870, Gréhant utilise la pompe à mercure pour extraire avec précision les gaz de l'eau; il étudie des poissons respirant dans un volume déterminé d'eau douce et mesure les gaz de cette eau avant et après l'expérience. Mais les poissons ainsi étudiés respiraient dans une atmosphère liquide confinée et asphyxiaient partiellement. Les chiffres obtenus ne correspondent donc pas au régime respiratoire normal de ces animaux et n'ont, de ce fait, que peu d'intérêt.

Quinquaud, en 1877, dose chimiquement l'oxygène de l'eau par l'hydrosulfite de zinc avant et après y avoir laissé séjourner des poissons. Il ne mesure pas l'anhydride carbonique produit. Il constate seulement que la consommation d'oxygène est proportionnelle au temps, et que la puissance

relative du travail respiratoire chez les Poissons diminue avec le poids, sauf chez les animaux dont le poids est inférieur à 500 grammes, auquel cas elle est, au contraire, plus considérable.

A peu près à la même époque, Jolyet et Regnard imaginent un appareil fort ingénieux, où les conditions biologiques normales sont respectées, et permettant de faire des expériences fort longues.

La méthode consiste essentiellement à aspirer l'air situé au-dessus du liquide où vivent les animaux, à travers une solution de potasse qui lui enlève son anhydride carbonique et à le refouler ensuite dans la masse liquide, la différence de pression étant chaque fois compensée par l'arrivée d'une quantité équivalente d'oxygène pur contenu dans un vase jaugé. L'air de l'appareil était analysé par la méthode eudiométrique, l'anhydride carbonique retenu par la potasse était extrait avant et après l'expérience par la pompe à mercure en présence d'un acide. Les gaz de l'eau étaient mesurés dans les mêmes conditions, également au moyen de la pompe à mercure; l'oxygène absorbé était évalué par différence entre le volume primitif et le volume restant dans le récipient jaugé qui le contenait. Cet oxygène était obtenu pur par la décomposition de l'eau par la pile. La méthode permettait de calculer, pour chaque animal et pour chaque expérience, l'oxygène consommé et l'anhydride carbonique produit dans des conditions biologiques aussi rapprochées que possible des conditions normales.

Au point de vue théorique, la méthode de Jolyet et Regnard est irréprochable. Pratiquement, elle a de graves défauts. Elle est extrêmement compliquée et nécessite une installation fixe, très coûteuse, dans un laboratoire supérieurement outillé. Les mesures y sont longues et pénibles, l'appareil, ou plutôt les nombreux appareils, dont on a besoin ne sont pas transportables commodément et ne permettent pas d'étudier les animaux sur place, en des endroits différents.

En 1884, MM. G. Bonnier et Mangin ont étudié la respiration des Champignons en atmosphère confinée et en atmosphère renouvelée. Dans ce dernier cas, le passage de l'air était provoqué par un aspirateur et l'anhydride carbonique était évalué analytiquement par la méthode des liqueurs titrées.

Un peu plus tard, Arloing [**1886**] étudie la respiration aérienne de petits animaux, en aspirant, avec une trompe, de l'air préalablement privé de CO^2, renouvelant incessamment l'atmosphère du récipient fermé où respiraient les animaux. Il absorbait ensuite par la potasse l'anhydride carbonique ainsi produit. Mais le débit de l'appareil était forcément considérable, rapide, et incompatible, par conséquent, avec une absorption chimique complète. Au moyen d'une seconde trompe aspiratrice, il établit une dérivation sur le courant principal et absorba ainsi une partie seulement de l'anhydride carbonique. Cette circonstance nuisait évidemment à la sensibilité et à la précision de la méthode.

Bataillon [**1891-96**], dans un certain nombre de recherches successives, s'est occupé des phénomènes respiratoires qui se passent pendant les métamorphoses des Amphibiens anoures, pendant les premiers stades du développement de l'œuf et des embryons de Téléostéens et d'Amphibiens.

Il s'est adressé à diverses méthodes. Dans un cas, il a disposé un certain nombre d'embryons d'Amphibiens dans un grand récipient contenant des quantités d'eau douce et d'air relativement considérables, et, toutes les vingt-quatre heures, il faisait passer par refoulement une partie de cet air sur des tubes absorbants dont l'augmentation de poids lui donnait l'anhydride carbonique produit. Le confinement, l'absorption ne portant que sur une prise d'essai de l'atmosphère du récipient, étaient autant de causes d'erreur.

Dans un autre cas, il s'est servi d'une trompe aspirant un air privé de CO^2 à l'arrivée, et abandonnant à la sortie l'anhydride carbonique entraîné, dans de l'eau de baryte.

Il a aussi utilisé la méthode dite des virages, basée sur l'emploi de la phénolphtaléine. Ce réactif est un diphénol dérivé du triphénylméthane et possède une fonction d'acide faible. Le réactif lui-même en solution alcoolique est parfaitement incolore, tandis que ses sels sont tous colorés en rose intense. Ces sels sont, d'ailleurs, décomposés par tous les acides forts et moyens, même par CO^2, — avec lequel cependant il se produit un partage, — et leur solution redevient incolore. Quelques gouttes d'une solution de phtaléate de Na ou de Ca suffisent à colorer un très grand volume liquide et peuvent servir à indiquer d'une manière précise l'apparition dans ce liquide d'une réaction acide, par la décoloration presque immédiate de la masse.

Ceci posé, si l'on ajoute un peu de phtaléate rose de Na à de l'eau de mer, les premières gouttes sont décolorées par l'acide carbonique des bicarbonates instables, celui-ci se combinant fortement avec la soude jusqu'à ce qu'il soit totalement absorbé. A ce moment, un excès de phtaléate colorera l'eau en rose. Je fais remarquer que, dans une eau de mer ainsi préparée, il n'existe plus d'acide carbonique faiblement combiné et que sa composition se trouve ainsi légèrement altérée. Quoi qu'il en soit, si des animaux vivent et respirent dans de l'eau de mer ainsi colorée, il arrivera un moment où l'anhydride carbonique de leur respiration saturera la légère alcalinité du phtaléate rose introduit. A ce moment, la décoloration, le virage se produira. Et si l'on prend, comme mesure de l'activité respiratoire, le temps mis par l'animal pour virer un volume déterminé d'eau de mer colorée avec une quantité également déterminée de phtaléate de sodium, on aura un moyen très commode et très simple de comparer l'activité respiratoire d'animaux différents ou les variations de celle d'un même animal, placé dans diverses conditions.

Bohn [**1898**] s'est également servi de cette méthode pour étudier les modifications des échanges respiratoires chez les Crustacés.

Elle est certainement d'une commodité précieuse, mais elle n'est pas précise et ne peut pas servir à faire des mesures. Elle ne peut que donner des renseignements approximatifs, permettant des comparaisons générales. Et ceci, pour plusieurs raisons.

L'activité respiratoire est bien proportionnelle, toutes choses égales d'ailleurs, à la quantité d'anhydride carbonique qu'elle produit, mais il ne s'ensuit pas que, en vase clos, dans une atmosphère liquide limitée, cette activité soit une fonction simple du temps nécessaire à l'obtention du virage. C'est que, en effet, dans cette atmosphère liquide limitée, la provision d'oxygène qui y est contenue, n'est jamais récupérée au fur et à mesure de sa consommation par l'animal et que l'asphyxie doit intervenir nécessairement.

Or, des animaux, même très voisins, ne réagissent pas de la même facon dans ces conditions anormales; les uns s'accommodent fort bien d'une asphyxie partielle et continuent à vivre d'une respiration diminuée; les autres, tombent plus ou moins rapidement dans une sorte d'état comateux, où, bien longtemps avant la mort, s'établissent des fermentations productrices d'anhydride carbonique.

Toutes ces circonstances, ainsi qu'on le voit, entachent la méthode d'une grande incertitude. Le milieu respiratoire n'est pas normal et, suivant les cas, sans qu'on puisse, d'ailleurs, rien prévoir à cet égard, on aura une respiration ralentie, inférieure à la normale, ou bien l'apport gravement perturbateur des fermentations asphyxiques ou pré-asphyxiques.

Telles sont les principales méthodes déjà employées pour l'étude de la respiration des animaux aquatiques; elles ont toutes des avantages et des inconvénients. Je vais maintenant exposer celle qui m'a permis de mener ce travail à bonne fin.

§ 2. — Méthode et dispositifs adoptés.

Les Annélides sont généralement des animaux de petite taille. Pour apprécier et comparer leur activité respiratoire, il fallait donc se servir d'une méthode précise et sensible, comparable, à ce point de vue, à la méthode de Jolyet et Regnard. Mais les appareils de ces auteurs sont inamovibles, compliqués et coûteux, et il fallait immédiatement abandonner l'espoir de leur installation, aussi bien à Alger qu'à Tatihou.

J'ai cherché un procédé plus pratique, réalisant ces trois conditions : précision, respect des conditions physiologiques normales, commodité et mobilité.

L'acte respiratoire comprend l'absorption de l'oxygène nécessaire à la totalité des combustions organiques et l'excrétion de l'anhydride carbonique seul.

Ces combustions aboutissent à la formation de produits nombreux. L'anhydride carbonique n'est que l'un de ces produits, mais c'est le produit respiratoire proprement dit — les autres sont éliminés par ailleurs — et, dans les conditions normales, pour un animal donné, la quantité de CO^2 produite est proportionnelle à son activité respiratoire et peut servir à la mesurer.

Ce gaz est, d'ailleurs, facile à absorber totalement par la voie chimique et son évaluation peut, à l'aide d'une bonne balance, être faite avec une grande précision.

Or, un courant d'air, traversant avec une vitesse convenable, une masse d'eau de mer où vivent des animaux, entraîne l'anhydride carbonique produit et remplace incessamment l'oxygène disparu. La composition chimique du milieu demeure donc constante, les conditions normales sont respectées, et il suffisait de trouver le dispositif expérimental capable de déterminer le passage de ce courant d'air convenable. Deux moyens pouvaient être employés dans ce but : le refoulement ou l'aspiration.

Le refoulement avait l'inconvénient d'être un procédé intermittent et de donner naissance à des fuites par la distension des joints de caoutchouc.

L'aspiration était préférable. La difficulté était de réaliser une aspiration optima, à peu près exactement calculée d'après la résistance totale à surmonter, donnant un débit gazeux suffisant pour alimenter largement la respiration des animaux, et cependant compatible avec une absorption chimique complète.

J'ai utilisé les divers modèles de trompes à eau existant dans le commerce; tous donnaient une aspiration trop rapide. J'ai alors employé des régulateurs variés qui n'ont pas donné de résultats satisfaisants. Il fallait des trompes à débit et à aspiration très faibles. M. le professeur Thomas, à qui je ne saurais trop redire ma gratitude, voulut bien mettre à mon service, son grand talent de verrier, et me fabriquer, pour ainsi dire sur mesures, un certain nombre de ces instruments.

Je me suis servi aussi, quand je ne disposais pas d'une pression d'eau suffisante, d'aspirateurs à chute, très commodes et dont l'action peut être parfaitement réglée par la longueur et le diamètre du tube de chute.

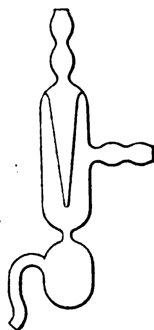


Fig. 1.

Après de longs tâtonnements et l'étude particulière d'un nombre considérable de dispositifs différents, je me suis arrêté à l'appareil très simple suivant :

L'aspiration est produite par une trompe de 8 centimètres de longueur totale, et dont le tube central a moins d'un millimètre de diamètre intérieur à son extrémité (fig. 1), ou par un aspirateur formé d'une éprouvette renversée dont le bouchon est traversé de trois tubes : l'un (*a*) amenant l'eau qui se déverse par le tube central (*b*) à extrémité biseautée, en entraînant des bulles d'air, et un dernier tube (*c*) par lequel se fait l'arrivée de l'air aspiré (fig. 2). Le tube de chute a $1^{m},50$ de longueur.

L'air ainsi aspiré est puisé au dehors et arrive dans le bocal, contenant l'eau de mer et les animaux en expérience, par une pointe convenablement effilée. Celle-ci détermine, au sein de la masse liquide, la production d'un grand nombre de petites bulles destinées à augmenter le plus possible l'étendue de la surface diffusante. Viennent ensuite, un grand tube à ponce sulfurique suivi d'un petit tube témoin à $Ca\,Cl^{2}$, pour dessécher l'air à sa sortie de l'eau, puis deux barbotteurs à potasse concentrée et un tube à cristaux de baryte humide (méthode du professeur A. Gautier) absorbant totalement l'anhydride carbonique.

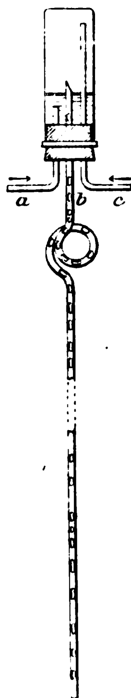


Fig. 2.

Pendant ce passage, l'air se charge d'une certaine quantité de vapeur d'eau qu'il restitue dans un tube à chlorure de calcium suivi également d'un tube témoin à $CaCl^{2}$ et d'un dernier barbotteur témoin à l'eau de baryte. A la sortie de la trompe ou de l'aspirateur, l'air peut être recueilli dans un récipient jaugé ou dans un gazomètre et mesuré exactement (fig. 3).

L'augmentation de poids de l'ensemble des tubes compris entre les deux témoins, représente le poids de l'anhydride carbonique provenant de la respiration des animaux, augmenté de celui que contenait normalement le volume d'air qui a traversé l'appareil.

Celui-ci peut être calculé facilement ou mesuré directement par une expérience à blanc faite dans les mêmes conditions que l'expérience positive. J'ai utilisé les deux moyens, d'ailleurs parfaitement concordants.

Comme accessoires, il suffisait d'avoir une balance de précision. Je me suis servi à Alger et à Tatihou d'une balance apériodique donnant le vingtième de milligramme.

J'ai fait de nombreuses expériences préliminaires pour déterminer le débit *optimum*.

L'absorption complète de l'anhydride carbonique ne pouvait se faire que pour une vitesse ne dépassant pas, en moyenne, 2 bulles par seconde, soit 120 bulles par minute, dans les tubes absorbants. C'était là une limite supérieure que je ne pouvais pas dépasser. Serait-elle suffisante pour

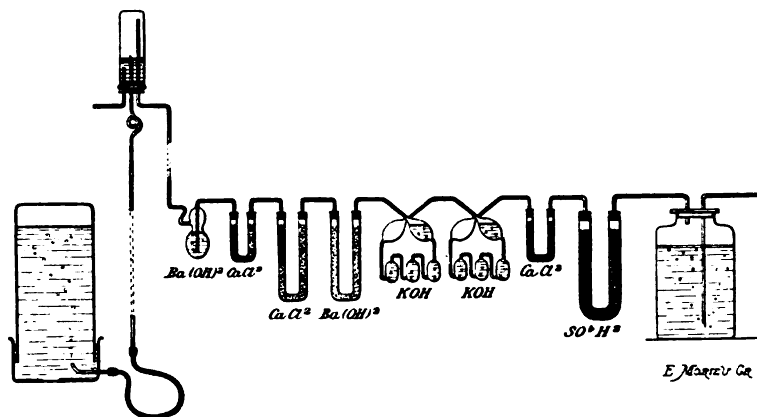


Fig. 3.

assurer la parfaite aération de l'eau de mer? Des opérations répétées m'ont permis d'établir que pour chaque animal, ou groupe d'animaux en expérience, et pour une surface diffusante déterminée, il existait toujours un débit gazeux minimum au-dessus duquel la quantité de CO^2 produite dans l'unité de temps restait indéfiniment constante. — (La surface diffusante est représentée, à chaque instant, par la surface libre de l'eau dans le bocal, augmentée de la somme des surfaces des bulles gazeuses qui traversent cette eau.) — J'avais là une limite inférieure, variable avec les divers animaux, mais qui n'a jamais atteint la limite supérieure de 120 bulles par minute. Au-dessous de cette limite inférieure, il s'établissait généralement un régime permanent, caractérisé par la constance du poids de CO^2 produit dans l'unité de temps, ce poids étant inférieur, en valeur absolue, à celui recueilli dans le cas précédent.

La limite inférieure du débit, déterminée ainsi que je

viens de le dire, a varié, suivant les animaux, entre 50 et 80 bulles par minute. Dans la marge comprise entre cette limite inférieure et la limite supérieure de 120 bulles par minute, les animaux respiraient avec l'activité maxima, et j'avais vérifié, d'autre part, que la teneur de l'eau de mer en oxygène, et en anhydride carbonique se maintenait sensiblement constante. Le débit gazeux, exprimé en bulles, représentait un volume de 850 centimètres cubes à 2 litres et demi par heure traversant l'appareil.

Au point de vue chimique, j'étais donc autorisé à dire que les animaux respiraient dans des conditions physiologiques normales. Restaient les conditions physiques de température, de pression et de lumière.

La température à laquelle j'ai opéré a toujours été la température ambiante du laboratoire où je me trouvais. Comme j'étais à Alger en hiver et à Tatihou en été, cette température s'est trouvée sensiblement uniforme dans toutes mes expériences — qui demeurent toutes comparables à ce point de vue — et comprise entre 17 et 21°. Ces chiffres n'ont rien d'excessif pour les Annélides qui résistent à des températures supérieures à 30 ou 35° dans les flaques d'eau chauffées par le soleil à marée basse.

J'aurais souhaité vivement faire une étude méthodique de l'influence de la température, mais cela m'a été impossible, faute d'une étuve réfrigérante.

Il est certain que la température moyenne de l'eau de mer est inférieure à la température de mes expériences. D'autre part, autant que j'ai pu m'en assurer, l'élévation de la température produit une dissociation plus active des bicarbonates de l'eau de mer et accélère aussi les échanges respiratoires.

Il est donc probable que mes résultats sont, de ce chef, légèrement trop forts. Mais, j'y insiste, ils n'en restent pas moins tout à fait comparables entre eux.

Toutes mes mesures ont été faites à une pression inférieure à la pression atmosphérique puisque j'opérais par

aspiration. Mais, ici encore, je ferai remarquer que cette pression était très peu différente de la pression normale et que l'influence de cette différence est absolument négligeable.

La pression dans le bocal où vivaient les animaux était égale à la pression atmosphérique diminuée du poids d'une colonne d'eau de mer dont la hauteur a varié, suivant les cas, de 8 à 20 centimètres. Ces colonnes d'eau de mer représentent une fraction d'atmosphère variant entre 1/129e et 1/51e, et les variations de pression qu'elles introduisent sont de l'ordre des variations normales, spontanées de la pression atmosphérique.

Il n'y a donc pas eu, à proprement parler, de perturbation pour toutes les espèces de surface ou pour celles dont l'habitat se trouve découvert à marée basse.

Cependant, pour les espèces de dragage qui habitent des fonds plus ou moins considérables, il est évident que, dans le bocal à expérience, elles se trouvaient dans des conditions de pression très différentes de celles où elles se trouvent normalement. Il est même possible d'expliquer par un changement brusque dans le régime des pressions où vivent ces animaux, la fragilité relative de quelques-uns d'entre eux, quand on essaie de les faire vivre sous la pression atmosphérique. Les Chœtoptères vivent à peine quelques jours malgré l'aération intense et le renouvellement de l'eau où on les place. Les Aphrodites vivent plus longtemps, mais elles n'en dépérissent pas moins au bout de deux ou trois semaines. Les *Nicolea venustula* et les Polycirrus meurent également assez rapidement. Une seule espèce de fond, l'*Hermione hystrix*, s'est très bien acclimatée et était parfaitement active et bien portante après plus de trois mois et demi de captivité.

Je n'ai pas pu aborder l'étude systématique des pressions supérieures à la pression atmosphérique faute d'un dispositif expérimental convenable.

La lumière ne paraît exercer aucune influence sur la

respiration des Annélides. Je n'ai étudié son action que sur le *Spirographis* ; elle s'est montrée si manifestement nulle que j'ai jugé inutile d'y soumettre les autres espèces. De longues séries de déterminations de jour et de nuit n'ont point donné, dans la quantité d'anhydride carbonique produit, de différences appréciables. Les diverses lumières colorées n'ont pas non plus d'action particulière. Des bocaux colorés en jaune, rouge, vert, bleu n'ont aucunement modifié les résultats.

Après tous ces essais préalables, après toutes ces mesures préliminaires, il m'était permis de croire que les conditions expérimentales dans lesquelles je m'étais placé représentaient quasi rigoureusement les conditions biologiques normales. J'ajouterai que, pour les espèces vivant dans le sable ou rampant sur des rochers, je garnissais le fond du bocal d'une certaine quantité de sable ou de débris de rochers récoltés en même temps que l'animal correspondant.

Il était nécessaire de justifier la méthode pour légitimer l'ensemble de tous les résultats numériques qu'elle a fournis et n'avoir plus qu'à interpréter ces résultats en toute sécurité.

Cette méthode permet d'obtenir des renseignements très précis sur l'excrétion carbonique et par conséquent sur l'intensité respiratoire qu'elle mesure. Mais elle ne donne aucune indication sur la quantité d'oxygène consommé. Au point de vue spécial de la respiration, il y aurait certainement intérêt à connaître cette dernière. La consommation d'oxygène donne la mesure de l'activité des oxydations générales et est plus étroitement en rapport avec la nutrition, au sens le plus large du mot, et avec la désassimilation. Cet oxygène reparaît, en effet, dans la totalité des produits de cette désassimilation. L'anhydride carbonique n'étant qu'une partie de cette désassimilation et contenant d'ailleurs son propre volume d'oxygène, on comprend que le volume d'oxygène consommé doive être toujours plus

grand que celui de l'anhydride carbonique produit, c'est-à-dire que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ soit toujours plus petit que l'unité. Mais si l'anhydride carbonique ne contient qu'une fraction de l'oxygène ainsi utilisé, cette fraction est-elle constante?

Les résultats obtenus par Jolyet et Regnard montrent qu'elle varie suivant les animaux, suivant l'état de digestion ou de jeûne, suivant la taille de ces animaux; mais pour un animal donné, de poids déterminé, dans des conditions biologiques déterminées, elle est très sensiblement constante. Il s'ensuit qu'en comparant tous les animaux, à égalité de taille, à égalité de conditions biologiques, les variations observées de $\frac{CO^2}{O}$ seront dues uniquement à la différence d'organisation. Jolyet et Regnard ont comparé à cet égard des animaux très différents tels que des Poissons, des Crustacés, des Mollusques et n'ont pas trouvé, d'ailleurs, pour $\frac{CO^2}{O}$ des variations considérables.

Si on s'en tient à la comparaison d'animaux d'organisation très voisine, appartenant à un groupe relativement très homogène comme celui des Annélides, on pourra admettre que $\frac{CO^2}{O}$ est constant dans tout le groupe à égalité de taille et de conditions biologiques.

J'ai d'ailleurs tenté de mesurer l'oxygène consommé. J'ai essayé de l'absorber chimiquement à froid par l'acide pyrogallique et la potasse dans des barbotteurs placés à la suite de l'ensemble des tubes déjà énumérés. Le débit peu rapide de mon appareil se prêtait assez bien à l'absorption. Mais l'absorption chimique de l'oxygène, dans ces conditions, est bien moins parfaite que celle de l'anhydride carbonique et je n'ai pu obtenir une précision suffisante. Cependant, j'ai pu avoir quelques indications.

Je faisais deux expériences l'une à blanc, l'autre avec les animaux et dans les mêmes conditions. Je recueillais chaque

fois le gaz qui s'échappait de la trompe. L'augmentation de poids des tubes à pyrogallate donnait l'oxygène absorbé, lequel, évalué en volume, et ajouté au volume du gaz recueilli représentait le volume total de l'air ayant traversé l'appareil.

J'ai vérifié ainsi qu'il était possible d'absorber les trois quarts environ de l'oxygène. Dans le cas de l'expérience positive, il devait y avoir moins d'oygène dans l'air de l'appareil puisqu'une petite partie était utilisée dans la respiration des animaux, mais la différence était très faible et ne pouvait pas être évaluée par ce procédé avec une précision suffisante.

Le cuivre au rouge absorbe totalement l'oxygène de l'air. Je continuerai ces recherches en utilisant ce corps que j'introduirai dans des tubes spéciaux, pouvant être commodément pesés. Si l'absorption de l'oxygène est totale dans les deux cas et que je recueille à la sortie de la trompe de l'azote pur, des différences, même très faibles, dans les quantités absorbées seront décelables à la balance. La méthode, ainsi complétée, conservera toute sa précision et sa simplicité, et pourra être absolument opposée à celle de Jolyet et Regnard dont elle n'aura pas les inconvénients.

DEUXIÈME PARTIE

I

Préliminaires.

Je me suis efforcé d'étudier dans le groupe considérable des Annélides Polychètes, toutes les espèces qui pouvaient présenter, au point de vue spécial de la respiration, des particularités intéressantes. Ainsi que je l'ai montré plus haut, les types respiratoires sont ici extrêmement nombreux et je me suis attaché à n'omettre aucun type important. Quelques espèces, que je me proposais d'introduire dans mes séries, m'ont cependant échappé. Ce sont là de légères lacunes que les circonstances me permettront sans doute de combler bientôt.

A Alger, je n'ai expérimenté que sur le seul *Spirographis Spallanzanii* qui se trouve en abondance sur les vieux chalands immobiles, et aussi sur quelques Néreis vivant dans les touffes de Bugules et d'Hydraires qui poussent sur les bois flottants du port. Toutes les autres espèces me sont restées inaccessibles. L'absence de marées, la nécessité de draguer pour capturer le moindre animal de fond ont été des obstacles matériels péremptoires. J'espérais pouvoir étudier quelques espèces pélagiques, l'*Alciope candida* en particulier, mais les deux hivers qui viennent de s'écouler ont été tellement pluvieux qu'il m'a été impossible d'en rencontrer.

A Tatihou, au contraire, j'ai pu faire, en deux étés, une

très belle récolte de matériaux. La faune annélidienne y est infiniment riche et variée et presque toujours très facilement accessible à marée basse. J'ai retrouvé dans la Manche le *Spirographis Spallanzanii* qui n'existe pas dans les environs immédiats de l'île de Tatihou, mais qui se trouve à Cherbourg où Fauvel l'a signalé le premier. Le baron de Saint-Joseph l'a également signalé au Croisic. A Saint-Waast la Hougue, la faune annélidienne est d'une grande richesse et c'est là que j'ai récolté les espèces dont l'étude a fourni le plus grand nombre des résultats consignés dans ce travail. J'aurais seulement souhaité avoir un nombre plus grand d'exemplaires de *Chætopterus* et deux espèces de *Polycirrus*, le *Polycirrus hematodes* et le *Polycirrus aurantiacus* que je n'ai pu me procurer.

Telle que j'ai réussi à la réaliser, l'expérimentation a porté sur 15 familles, 26 genres et 29 espèces répartis comme suit :

Famille des Nereidæ.

Perinereis cultrifera, Grube.
Nereis irrorata, Mgr. { Forme atoque.
{ — hétéronéréidienne.
Nereis diversicolor, Müller.

Famille des Phyllodocidæ.

Phyllodoce laminosa, Sav.
Eulalia viridis, Müller.
Eteone foliosa, Qfg.

Famille des Aphroditidæ.

Hermione hystrix, Sav.
Aphrodite aculeata, Langh.
Lagisca extenuata, Grube.
Sigalion squamatum, Delle Chiaje.

Famille des Glyceridæ.

Glycera convoluta, Kef.
Glycera gigantea, Qfg.

Famille des Nephtydæ.

Nephthys Hombergii, Aud.-Edw.

Famille des Eunicidæ.

Marphysa sanguinea, Montag.
Lysidice ninetta, Aud.-M.-Edwards.
Lumbriconereis impatiens, Clp.

Famille des Spionidæ.

Nerine cirratulus, Clp.

Famille des Chœptoteridæ.

Chœtopterus variopedatus.

Famille des Opheliidæ.

Travisia Forbesii, Johnst.

Famille des Arenicolidæ.

Arenicola marina, Langh.

Famille des Maldanidæ.

Clymene lumbricoides, Qfg.

Famille des Cirratulidæ.

Cirratulus cirratus, O. F. Müller.
Audouinia tentaculata, Mont.

Famille des Flabelligeridæ.

Stylarioides plumosus, O. F. Müller.

Famille des Terebellidæ.

Amphitrite Edwardsii, Qfg.
Amphitrite gracilis, Grube.
Terebella lapidaria, Kähler.

Famille des Serpulidæ.

Sabella pavonina, Sav.
Spirographis spallanzanii, Ren.

Toutes les opérations avec ces divers animaux ont été faites avec les précautions générales déjà indiquées et sur lesquelles je ne reviendrai pas. Elles ont porté sur des périodes fort longues, surtout pour les espèces à respiration peu intense, de manière à obtenir une précision plus grande. Leur durée a varié, suivant les cas, entre neuf et cent douze heures et demie; la durée ordinaire oscillait entre vingt-quatre et quarante-huit heures.

L'activité respiratoire est représentée pour tous par la quantité d'anhydride carbonique produit dans l'unité de temps; et, pour rendre les chiffres ainsi obtenus plus comparables, je les ai ramenés à l'unité de poids. J'ai obtenu ainsi un *coefficient d'activité respiratoire* qui n'est pas autre chose que le poids de CO^2 produit par heure et par gramme d'animal. J'appellerai ρ ce coefficient, pour éviter des répétitions et des longueurs.

Mais les phénomènes respiratoires sont liés à un nombre si grand de circonstances que la simple comparaison de ces coefficients bruts ne serait que peu instructive. Pour en tirer tout le bénéfice qu'ils comportent, il faut grouper les résultats en séries et examiner à part les relations de l'activité respiratoire avec chacune des circonstances anatomiques, biologiques, physiques qui peuvent avoir quelque rapport avec elle.

L'analyse, ainsi minutieusement faite, permettra de mettre en évidence, et même de subordonner les uns aux autres, les divers facteurs qui interviennent réellement dans les phénomènes respiratoires. Je tenterai ensuite une synthèse générale.

Le facteur le plus général qui intervient tout d'abord dans les variations de l'activité respiratoire d'une même espèce est l'influence de la taille, du poids total du corps. Les différences observées sur des échantillons d'une même espèce mais de taille différente peuvent être d'un ordre plus grand que les différences résultant de la comparaison, à poids égal, d'espèces très diverses. De là, la nécessité d'étu-

dier premièrement ce facteur général. De là encore, une seconde nécessité : dans les comparaisons d'espèce à espèce, pour être sûr que les différences observées sont bien dues à la différence d'organisation, il ne faudra comparer que des exemplaires ayant approximativement le même poids.

J'exposerai donc, en premier lieu, les variations de ρ qui sont sous la dépendance de la taille. Les relations particulières de l'activité respiratoire avec les divers facteurs biologiques seront ensuite étudiées dans l'ordre suivant :

Influence du développement et de la complication plus ou moins grande des appareils respiratoire et circulatoire.

Influence de la maturité sexuelle et des métamorphoses.

Influence de l'habitat et du genre de vie.

Influence de quelques milieux accidentels ou artificiels.

Phénomènes asphyxiques.

Coup d'œil d'ensemble.

II

Influence générale de la taille sur la respiration des Annélides.

Sur les divers types, les variations dans les dimensions et le poids du corps n'ont point pour conséquence des variations toujours de même ordre dans l'activité respiratoire ; mais, d'une manière tout à fait générale, l'influence de la taille est manifeste chez tous.

J'ai expérimenté sur un animal seul quand il était de taille suffisante, et sur un nombre d'autant plus grand d'animaux semblables que l'espèce était plus petite. Dans ce dernier cas, je prenais la moyenne pour avoir le poids d'un individu isolé.

J'ai ainsi obtenu les résultats suivants :

Espèces.	Poids en grammes.	Valeurs de ρ en milligrammes (CO^2 par gramme-heure.)
Aphrodite aculeata........	30,85	0,013
Hermione hystrix.........	4,21	0,12
Nereis irrorata............	0,93	0,44
—	0,5	1,53
Glycera gigantea..........	13,0	0,09
—	3,85	0,37
Glycera convoluta.........	0,312	1,24
Nephthys Hombergii.......	1,43	0,58
—	1,03	0,86
—	0,89	1,01
—	0,39	1,123
—	0,122	1,95
Audouinia tentaculata.....	2,1	0,09
—	1,27	0,11
—	0,96	0,13
Amphitrite Edwardsii.....	26,33	0,02
—	14,81	0,04
—	13,07	0,05
Amphitrite gracilis.......	0,19	1,5
—	0,096	1,87
Terebella lapidaria........	0,154	3,1
—	0,1	3,6
—	0,096	3,71
—	0,077	4,02
Sabella pavonina..........	6,5	0,14
—	4,36	0,3
Spirographis Spallanzanii..	14,6	0,08
— ..	6,0	0,09
— ..	4,8	0,22
— ..	3,75	0,3
— ..	2,3	0,34
— ..	1,7	1,1

La simple inspection de ce tableau montre immédiatement trois phénomènes généraux bien nets :

1° Chez toutes les espèces, le coefficient respiratoire baisse quand le poids augmente et *vice versa*.

2° Au delà d'un certain poids, 6 grammes environ pour la plupart des espèces, ρ varie peu ou, du moins, diminue lentement quand le poids augmente.

3° Au contraire, pour des poids inférieurs à 2 grammes et 1 gramme, et toujours d'une manière assez générale, ρ croît très rapidement quand le poids diminue.

En inscrivant sur l'axe des abcisses les valeurs successives du poids en grammes et en portant en ordonnées les valeurs correspondantes de ρ en dixièmes de milligramme

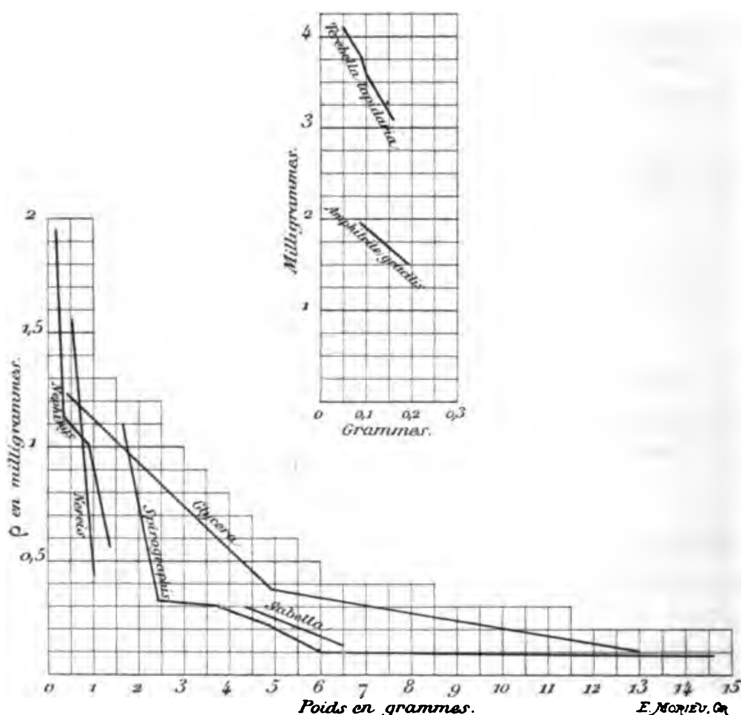


Fig. 4.

on obtient des courbes sur lesquelles apparaît encore plus clairement la réalité de ce qui précède.

L'influence de la taille est surtout considérable pour les animaux de poids faible. Parmi les espèces étudiées, il n'y a guère que l'*Audouinia tentaculata* dont le coefficient respi-

ratoire varie assez peu et qui, d'ailleurs, est peu élevé en valeur absolue. Il est de beaucoup inférieur, dans tous les cas, à la valeur qu'il acquiert, pour les autres espèces, chez les exemplaires de taille correspondante.

Il sera donc de la plus haute importance de comparer à poids égal *toutes les petites espèces.*

Au contraire, pour les espèces de poids relativement considérable comme les Amphitrites, les Aphrodites, les grandes Glycères et les grands Spirographes, cette condition sera bien moins indispensable et pourra être négligée ou, du moins, n'être qu'approximative, s'il n'a pas été possible de la réaliser exactement. Les *Spirographis* de 6 grammes à 14gr,6 ont en effet presque le même coefficient respiratoire 0gr,08 et 0gr,09. Pour des *Amphitrite Edwardsii* de poids compris entre 27gr,33 et 13gr,5, ρ varie de 0gr,02 à 0gr,05. Le résultat de la comparaison sera évidemment moins rigoureux dans ce cas, mais le sens général des variations de ρ pourra n'être point masqué ou modifié.

Il est possible de faire encore une autre remarque intéressante. A une différence de poids déterminée ne correspond pas une même différence dans la valeur de ρ chez les diverses espèces. Les augmentations ou diminutions du poids n'influencent pas de la même manière la marche correspondante de ρ quand on passe d'un animal à un autre. En d'autres termes, la loi de variation de ρ en fonction de la taille n'est pas la même pour tous les types. C'est ainsi par exemple qu'on observe les différences suivantes :

Espèces.	Différences de poids.	Différences correspondantes de ρ.
	gr.	milligr.
Audouinia tentaculata.....	1,133	0,04
Spirographis Spallanzanii..	0,6	0,76
Nephthys Hombergii.......	1,04	0,54
Terebella lapidaria........	0,077	0,92

Ces résultats peuvent être rendus plus apparents au moyen d'un schéma très simple (fig. 5). Dans cette figure,

les variations du poids sont représentées par des longueurs horizontales, les variations de ρ par des longueurs verticales, toutes comptées à partir de la même origine, et la marche de ρ est représentée par la ligne joignant les extrémités des lignes précédentes. C'est, en somme, la superposition de quatre fragments de courbes de la figure 4. Cette représentation n'est, d'ailleurs, sensiblement exacte qu'en prenant, comme je l'ai fait, les chiffres servant à la construire entre des limites très restreintes.

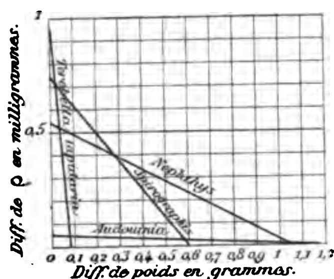


Fig. 5.

Les dimensions et le poids du corps constituent donc un facteur général qui intervient dans la respiration de tous les Annélides. Son influence est variable suivant les cas et, pour ne pas avoir à en tenir compte dans l'étude des facteurs particuliers d'organisation, d'habitat, etc., il suffira de ne comparer que des animaux sensiblement de même poids, surtout pour les petites espèces.

III

Influence de la complication et du développement plus ou moins grands des appareils respiratoire et circulatoire sur la respiration des Annélides.

Pour aborder fructueusement cette complexe étude, j'ai dû grouper les animaux de manière à me placer, pour chaque détermination expérimentale, dans des conditions bien définies. C'est ainsi que j'ai été amené à établir et à étudier séparément les catégories suivantes :

a. Animaux n'ayant pas d'appareil circulatoire ni d'appareil respiratoire.......	Liquide cavitaire incolore...............			*Polycirrus aurantiacus.*
	Liquide cavitaire coloré...............			*Polycirrus hematodes.*
b. Pas d'appareil circulatoire, un appareil respiratoire.......	Liquide cavitaire coloré...............			*Glycera convoluta.* *Glycera gigantea.*
c. Un appareil circulatoire, pas d'appareil respiratoire.......	Sang incolore.		Errants.	*Hermione hystrix.* *Aphrodite aculeata.* *Lagisca extenuata.* *Eteone foliosa.* *Phyllodoce laminosa.* *Eulalia viridis.*
			Sédentaires.	*Chætopterus variopedatus.*
	Sang coloré.		Errants.	*Nereis irrorata.* *Lysidice ninetta.* *Lumbriconereis impatiens.*
			Sédentaires.	*Clymene lumbricoides.*
d. Un appareil circulatoire et un appareil respiratoire........	Sang incolore............			*Sigalion squamatum.*
	Sang coloré.	Liquide cavitaire incolore.	Errants.	*Nephthys Hombergii* *Marphysa sanguinea.*
			Sédentaires.	*Spirographis Spallanzanii.* *Subella pavonina.* *Nerine cirratulus.* *Travisia Forbesii.* *Arenicola marina.* *Cirratulus cirratus.* *Audouinia tentaculata.* *Amphitrite gracilis.* *Amphitrite Edwardsii.*
		Liquide cavitaire coloré..............		*Terebella lapidaria.*

La première catégorie devait, dans le cadre primitif de cette étude, être représentée par deux types que je n'ai malheureusement pas pu me procurer : le *Polycirrus aurantiacus* qui n'a ni appareil circulatoire, ni appareil respiratoire différenciés et dont le liquide cœlomique est incolore, et le *Polycirrus hematodes* qui se trouve dans les mêmes conditions mais dont le liquide cavitaire contient des hématies.

Ces deux espèces n'existent pas à Alger, ou, du moins, je

ne les ai pas rencontrées et M. Viguier ne croit pas les avoir vues non plus. Elles existent à Tatihou où on les rencontre quelquefois sur les coquilles perforées et les pierres ramenées par la drague. J'y ai vu une fois un exemplaire de *Polycirrus hematodes* à moitié asphyxié et que je n'ai pas pu faire vivre.

Les *Polycirrus* sont, d'ailleurs, des animaux de petite taille et il est nécessaire d'opérer sur plusieurs exemplaires à la fois dans la détermination du coefficient respiratoire. Un seul exemplaire, trouvé par hasard, n'est utilisable que si on peut le faire vivre jusqu'à la venue de nouveaux individus auxquels on le joindra. Dans un prochain séjour à Tatihou j'espère, d'ailleurs, pouvoir étudier complètement ces deux types intéressants.

Voici maintenant les résultats numériques enregistrés pour les animaux des autres catégories.

	Espèces	Poids en grammes.	CO^2 par gramme-heure. ♀ en milligr.
Pas d'appareil circulatoire; un appareil respiratoire; des hématies dans le cœlome	*Glycera gigantea*	13,0	0,09
	—	3,85	0,37
	Glycera convoluta	0,312	1,24
Appareil circulatoire rudimentaire; pas d'appareil respiratoire; sang et liquide cavitaire incolores	*Aphrodite aculeata*	30,85	0,013
	Hermione hystrix	4,21	0,12
	Lagisca extenuata	0,09	0,56
	Eteone foliosa	0,05	2,0
	Phyllodoce laminosa	0,48	0,52
	Eulalia viridis	0,23	0,52
	Chætopterus variopedatus.	3,95	0,06
Un appareil circulatoire; pas d'appareil respiratoire; sang rouge; liquide cavitaire incolore	*Nereis irrorata*	0,93	0,44
	—	0,5	1,53
	Perinereis cultrifera	1,25	0,27
	Lysidice ninetta	0,13	2,72
	—	0,35	1,83
	Lumbriconereis impatiens.	3,61	0,68
	Clymene lumbricoides	2,27	0,08
Un appareil circulatoire; un appareil respiratoire; sang incolore	*Sigalion squamatum*	0,321	0,51

	Espèces	Poids en grammes.	CO^2 par gramme-heure. ρ en milligr.
Un appareil circulatoire ; un appareil respiratoire ; sang coloré ; liquide cavitaire incolore....	*Nephthys Hombergii*.....	1,13	0,58
	Marphysa sanguinea.....	2,617	0,98
	Travisia Forbesii........	0,28	0,74
	Nerine cirratulus........	0,36	0,92
	Spirographis Spallanzanii.	6,0	0,09
	—	4,8	0,22
	— .. .	2,3	0,34
	—	1,7	1,1
	Sabella pavonina........	6,5	0,14
	—	4,365	0,3
	Arenicola marina........	3,65	0,15
	Cirratulus cirratus......	0,42	1,33
	—	0,23	1,86
	Amphitrite gracilis......	0,19	1,5
	—	0,096	1,87
Un appareil circulatoire ; un appareil respiratoire ; sang et liquide cavitaire colorés...........	*Terebella lapidaria*......	0,154	3,1
	—	0,096	3,71
	—	0,077	4,02

La lecture attentive de ce tableau permet de faire toute une série de remarques.

a. — Les espèces dépourvues d'appareil circulatoire, mais possédant des hématies dans le cœlome, se comportent physiologiquement comme en ayant un à sang coloré. Une *Glycera gigantea* pesant $3^{gr},85$ respire autant ($0^{mgr},37$) qu'une *Sabella pavonina* ($0^{mgr},3$) de poids semblable ($4^{gr},36$), et plus qu'une *Arenicola marina* ($0^{mgr},15$) encore de même poids ($3^{gr},65$).

Comme corollaire naturel, ces mêmes espèces doivent respirer plus activement que celles à sang incolore. Et en effet, une *Glycera convoluta* de $0^{gr},312$ dégage $1^{mgr},24$ de CO^2 par gramme-heure, tandis qu'un *Sigalion squamatum* de $0^{gr},321$ n'en dégage, dans les mêmes conditions, que $0^{mgr},51$ et qu'une *Eulalia viridis* de $0^{gr},23$ n'en dégage que $0^{mgr},52$.

Il apparaît donc déjà que les espèces à sang incolore peuvent être considérées, au point de vue physiologique,

comme ne possédant que du liquide cœlomique et que les hématies jouent un rôle capital dans la respiration des Annélides.

b. — Ceci ressort encore bien plus nettement de la comparaison directe des types à sang incolore avec les types à sang coloré. Une *Lagisca extenuata* pesant $0^{gr},09$ a un coefficient respiratoire de $0^{mgr},16$, tandis que celui d'une *Lysidice ninetta* de $0^{gr},13$ est de $2^{mgr},72$ et celui d'une *Amphitrite gracilis* de $0^{gr},096$ est $1^{mgr},87$.

Une *Phyllodoce laminosa* pesant $0^{gr},48$ respire relativement peu ($\rho = 0,52$) par rapport à une *Nereis irrorata* de même poids ($0^{gr},5$) et à un *Cirratulus cirratus* de $0^{gr},42$ qui ont pour coefficients respectifs 1,53 et 1,33.

Un *Sigalion squamatum* de $0^{gr},321$ accuse un coefficient de 0,51 ; une *Lysidice ninetta* de $0^{gr},55$, une *Nerine cirratulus* de $0^{gr},36$ et un *Cirratulus cirratus* de $0^{gr},42$ accusent respectivement les chiffres suivants : 1,83 — 0,92 — 1,33.

c. — Parmi les Annélides à sang incolore, on peut se demander si l'existence ou l'absence de branchies constitue une circonstance importante, capable d'influencer profondément l'activité respiratoire. Il suffit pour s'en assurer de comparer, à poids égal, le *Sigalion squamatum* qui a des branchies avec les *Phyllodocidæ* (*Phyllodoce laminosa* et *Eulalia viridis*) qui n'en ont pas, mais dont les parapodes peuvent en tenir lieu ; on trouve trois coefficients très semblables : 0,51 — 0,52 — 0,52.

Une espèce très voisine du *Sigalion squamatum*, la *Lagisca extenuata* ne possède pas de branchies non plus. Son coefficient respiratoire est 0,56 mais comme son poids est ici très faible ($0^{gr},09$) il est probable que ρ serait inférieur à ce chiffre pour un poids de $0^{gr},321$ égal à celui du *Sigalion squamatum*.

Tous ces faits sont parfaitement nets. On peut les interpréter de la façon suivante : *Les branchies, d'ailleurs anangiées, des espèces à sang incolore, ne sont point des branchies.* Ce sont de simples replis cutanés sur lesquels, à égalité de

surface, les échanges respiratoires ne sont pas plus actifs que sur les plages voisines du tégument. Ces replis augmentent simplement la surface respiratoire générale, comme d'ailleurs les parapodes foliacés des *Phyllodocidæ*, sans qu'on puisse leur attribuer une localisation quelconque de la fonction respiratoire. Du reste, les divers *Phyllodocidæ* ne présentent pas un égal développement de leurs parapodes et la réduction de ceux-ci doit correspondre, à poids égal, à une diminution du coefficient respiratoire, lequel serait simplement proportionnel à la surface totale des téguments. Et en effet, l'*Eulalia viridis* à égalité de poids accuserait une légère diminution de ρ sur la *Phyllodoce laminosa* dont les parapodes sont plus développés.

On peut encore conclure de là que le *sang incolore contenu dans l'appareil circulatoire rudimentaire des Aphroditidæ, des Phyllodocidæ, des Chætopteridæ n'est pas du sang physiologiquement comparable à celui des espèces pourvues d'hématies*. Cet appareil circulatoire n'a pas de rôle respiratoire et il ne doit servir vraisemblablement qu'à répandre, à disséminer les liquides élaborés par la digestion. Le liquide qu'il contient ne diffère pas physiologiquement du liquide de la cavité générale. Cuénot était, d'ailleurs, déjà arrivé à cette conclusion dans son étude sur le sang de ces animaux.

Si le sang manque, le liquide cœlomique n'exerce, vis-à-vis de celui-ci, une véritable suppléance que lorsqu'il revêt ses propres caractères physiologiques, c'est-à-dire quand il contient des hématies. Alors, l'activité respiratoire correspondante est parfaitement comparable à celle des animaux possédant du sang vrai, contenu dans un système circulatoire différencié. En dehors de ce cas spécial, il n'y a pas, à proprement parler, de suppléance ; il y a, au contraire, des différences considérables entre l'intensité respiratoire des animaux à sang coloré et celle des animaux qui n'ont que du liquide cœlomique, avec ou sans vaisseaux. Le liquide cavitaire se manifeste avec des propriétés respira-

toires très inférieures à celles du sang et, quand il existe seul, la respiration de l'animal devient beaucoup plus faible.

d. — Dans le cas des animaux possédant du sang rouge ou vert, riche en hématies, que devient maintenant le rôle des branchies?

En se reportant au tableau général placé plus haut et en comparant, à poids égal, des espèces voisines, les unes munies de branchies, les autres abranches, on peut faire déjà quelques remarques intéressantes. Il faut prendre ici des espèces assez voisines, car, pour des espèces très différentes, la complication plus ou moins grande de l'appareil circulatoire pourrait intervenir activement. Une *Lumbriconereis impatiens* du poids de 3gr,61 a un coefficient de 0,68 ; elle possède un appareil circulatoire semblable à celui de la *Marphysa sanguinea*, mais ne possède point de branchies comme cette dernière espèce. Un exemplaire de celle-ci pesant 2gr,617 a donné 0,98 comme coefficient. Si on considère que ce coefficient aurait été plus faible pour un poids plus grand, tel que celui de la Lumbriconereis, on pourra conclure que la différence n'aurait pas existé ou aurait été très faible, en plus ou en moins, et par conséquent négligeable. La présence ou l'absence des branchies semble donc influencer assez faiblement la respiration de deux formes voisines, semblablement vascularisées.

Mais allons plus loin et examinons maintenant, d'une manière plus spéciale, les espèces qui possèdent à la fois un appareil circulatoire et un appareil respiratoire.

L'étude des animaux précédents a montré l'influence prépondérante du sang coloré. Tous ceux qui restent à examiner en possèdent. Il est donc permis de penser que, pour ceux-ci, les différences respiratoires dépendront, dans une grande mesure, de l'irrigation plus ou moins abondante, de la vascularisation plus ou moins riche des tissus, c'est-à-dire de la complication plus ou moins grande de l'appareil circulatoire.

Il existe même une espèce (*Terebella lapidaria*), qui,

de ce côté, paraît singulièrement favorisée puisqu'elle possède des hématies à la fois dans le sang et dans le liquide cavitaire et dont les échanges respiratoires doivent être, par conséquent, remarquablement actifs. Le tableau général ci-dessus justifie, d'ailleurs, pleinement ces prévisions, les élargit, et les complète.

La *Terebella lapidaria* n'existe pas à Tatihou, mais, grâce à l'obligeance de M. Fauvel, j'ai pu la récolter dans les schistes fissurés du port de Cherbourg. Cette espèce présente une particularité remarquable et, d'ailleurs, unique parmi les Annélides. Elle possède des hématies chargées d'hémoglobine à la fois dans le sang et dans le liquide de la cavité générale. Il était donc à prévoir que sa respiration serait très active et, en effet, elle est deux fois plus intense environ que celle de l'*Amphitrite gracilis* à taille égale.

Ces deux espèces sont d'ailleurs très voisines comme organisation ; leurs branchies sont semblables ; elles ont le même habitat et on les rencontre fréquemment dans la même fissure de rocher. Elles sont donc tout à fait comparables, et l'écart considérable qui existe entre leurs coefficients respiratoires (1,87 à 3,71), est bien dû à la présence d'hématies supplémentaires dans le cœlome.

Un phénomène qui est peut-être la conséquence de la remarquable intensité des échanges organiques chez la *Terebella lapidaria*, c'est sa très grande vitalité. Elle vit en captivité, bien mieux et beaucoup plus longtemps que l'*Amphitrite gracilis*, à la condition qu'on lui fournisse de l'oxygène en abondance. Au moyen de ses filaments préhensiles, elle s'entoure rapidement, en une heure ou deux, d'un tube formé de grains de sable agglutinés par du mucus. Mais, précisément à cause de sa consommation d'oxygène relativement considérable, elle est assez sensible à l'asphyxie et meurt dans l'eau non aérée au bout d'un temps assez court.

Par ordre de complication décroissante de l'appareil circulatoire, on peut ranger les autres Sédentaires à peu près dans l'ordre suivant :

Amphitrite gracilis,
Cirratulus cirratus,
Sabella pavonina,
Arenicola marina,
Nerine cirratulus.

Malheureusement, ces divers animaux ne sont pas de même taille. Le *Cirratulus cirratus* ($0^{gr},23$) peut être comparé à l'*Amphitrite gracilis* ($0^{gr},19$) à taille sensiblement égale. Il a comme lui un coefficient respiratoire élevé (1,86). La *Sabella pavonina* possède un système circulatoire assez complexe, bien que déjà réduit par rapport à celui des espèces précédentes. Le plus petit exemplaire sur lequel j'ai opéré pesait $4^{gr},365$. Son coefficient respiratoire a été 0,3 mais il aurait été beaucoup plus élevé pour un exemplaire ne pesant qu'une fraction de gramme, et, en consultant la courbe figure 4, page 38, on peut l'évaluer avec assez de vraisemblance à 1,1 environ. L'*Arenicola marina* est encore assez richement vascularisée; pour un poids de $3^{gr},65$, ρ atteint 0,15. La diminution s'accentue par rapport à la *Sabella pavonina*. Enfin la *Nerine cirratulus*, pour un poids de $0^{gr},36$, ne dégage que $0^{mgr},92$ de CO^2 par gramme-heure, ce qui, pour un animal de 3 ou 4 grammes équivaudrait à peu près à $0^{mgr},1$ ou même moins.

Tous ces animaux ont un appareil circulatoire bien différencié et du sang coloré. Leur respiration est très active avec une tendance nette à augmenter d'intensité quand la richesse vasculaire des tissus augmente.

Parmi les Annélides errants, la même constatation s'impose par la comparaison de la *Marphysa sanguinea* dont l'appareil circulatoire est très développé et de la *Nephthys Hombergii* qui en possède un plus rudimentaire. Les deux animaux n'ont pas tout à fait la même taille, mais la différence est légère et permet d'évaluer pour la *Nephthys Hombergii* très approximativement le coefficient correspondant à un poids de $2^{gr},617$ qui est celui de la Marphysa sanguinea.

On obtient ainsi pour ρ les deux valeurs 0,98 et 0,3 qui sont parfaitement démonstratives.

Ces résultats n'ont rien que de très compréhensible et étaient, du reste, ainsi que je l'ai déjà fait remarquer, faciles à prévoir. Mais il en va tout autrement si, chez les mêmes animaux, on considère, à égalité de vascularisation, les divers états de développement de l'appareil respiratoire.

Et d'abord, chez tous ces animaux pourvus de branchies souvent très hautement différenciées, la fonction respiratoire est-elle exclusivement localisée sur ces organes?

J'ai pris tous les types de grande taille où les branchies étaient bien développées et j'ai essayé de rendre visible l'action respiratoire de la branchie seule. Je me suis adressé pour cela aux divers réactifs colorimétriques usités en acidimétrie et à la méthode des virages.

Deux réactifs m'ont surtout rendu de grands services. Ce sont la phénolphtaléine, déjà employée par un grand nombre de physiologistes, et le bleu C 4 B ou bleu-coton, bien connu des chimistes qui l'utilisent pour mettre en évidence la troisième fonction acide de l'acide phosphorique ordinaire, et qui est, je crois, bien moins usité en physiologie.

Celui-ci a cependant de grands avantages ; le virage est pour lui également très net et très rapide. Il passe d'un rouge vineux, très pâle en solution étendue et alcaline, à un magnifique bleu foncé d'une puissance colorante considérable par l'action d'un acide quelconque. C'est le réactif des fonctions acides très faibles. La phénolphtaléine en présence d'une base forte et de l'acide carbonique donne lieu à un partage de la base. Avec le bleu-coton, la réaction est totale et brusque; elle est donc très sensible, mais cette sensibilité même devient un défaut parce qu'il faut opérer à l'abri de l'air dont l'anhydride carbonique suffirait à introduire dans son action des perturbations notables.

Une autre difficulté de son emploi, c'est sa préparation, qui est délicate. Dans le commerce on ne trouve que le bleu pouvant servir à la teinture et conservant une fonction acide

très faible. Ce n'est qu'en saturant exactement cette fonction acide qu'on obtient le bleu-rouge vineux, c'est-à-dire le réactif lui-même. Je me suis toujours servi, pour effectuer cette saturation, d'une solution titrée de soude. Si on introduit un excès de soude, la sensibilité du réactif devient quelque chose de très variable et il est, d'autre part, important qu'il soit toujours identique à lui-même.

Avec l'un ou l'autre de ces deux réactifs j'ai expérimenté sur l'*Amphitrite Edwardsii*, l'*Audouinia tentaculata*, l'*Arenicola marina*, la *Sabella pavonina* et le *Spirographis Spallanzanii*.

Amphitrite Edwardsii. — Tous les représentants de cette espèce, que j'ai trouvés dans les sables vaseux à zostères de Tatihou, étaient des animaux de très grande taille, pouvant atteindre 40 centimètres de longueur. Placés dans une cuvette à larges bords dont le fond était recouvert d'une couche de sable, ils ne tardaient pas à s'entourer d'un nouveau tube. Leurs filaments préhensiles, étalés de tous côtés, ramenaient incessamment des grains de sable autour du corps où ils étaient agglutinés par une sécrétion muqueuse assez abondante. En prenant la précaution de renouveler l'eau de temps en temps ou de l'aérer on pouvait les conserver très longtemps.

Pour l'expérience, un animal était introduit dans un tube de verre en U de diamètre sensiblement égal à celui de son tube naturel et contenant de l'eau de mer phtaléinée. Le tout était plongé dans un bocal de dimensions convenables et contenant aussi de l'eau de mer sensibilisée. Au bout de cinq à huit minutes, l'eau du tube était décolorée au niveau des branchies et des filaments. Pendant ce temps, l'animal par des renflements propagés le long de son corps à la façon d'une onde, brasse l'eau de son tube, puis se retourne bout pour bout, de manière à mettre sa partie antérieure dans la branche du tube occupée par sa partie postérieure et inversement. La décoloration de l'eau du tube est complète au bout de quinze minutes.

Le même animal, privé de branchies, et remis en expérience après que l'hémorragie a cessé, décolore l'eau d'abord au niveau de ses filaments céphaliques, puis la décoloration se fait en masse et lentement sur toute la longueur occupée par l'animal; elle est terminée au bout de vingt-cinq minutes.

Enfin, dans une troisième opération, le même animal, privé à la fois de ses branchies et de ses filaments céphaliques, produisait le virage en trente-cinq minutes environ.

Cette série est très nette. Elle nous apprend que l'*Amphitrite Edwardsii* ne respire pas seulement par ses branchies, elle respire aussi manifestement par toute l'étendue de sa surface cutanée et par ses filaments céphaliques. Ceux-ci interviennent en ajoutant à la surface du corps leur propre surface, qui est considérable. D'ailleurs, les animaux, ainsi privés de leurs branchies, continuent à vivre parfaitement.

Audouinia tentaculata. — Un animal, introduit dans un tube de verre de diamètre convenable, plongeant dans de l'eau de mer sensibilisée, produit le virage au bout de deux minutes environ et sur toute la hauteur du tube occupée par lui. Après la section de tous ses filaments, le virage se manifeste presque aussi rapidement. La mutilation est d'ailleurs, ici encore, parfaitement supportée, et les animaux vivisectés continuent à vivre indéfiniment.

La peau a donc chez cette espèce, comme chez l'espèce précédente, un rôle respiratoire considérable.

Avec l'*Arenicola marina* et la *Sabella pavonina* on peut faire les mêmes constatations, quant à la participation des téguments à l'acte respiratoire. Mais on n'obtient ainsi que des indications qualitatives.

Spirographis Spallanzanii. — Pour ce dernier animal, j'ai imaginé un petit appareil qui permet de recueillir des indications déjà plus précises. J'en dois la construction à l'habileté et à l'obligeance de M. le professeur Thomas.

L'animal sur lequel doit porter l'expérience est extrait de son tube. Il est introduit dans un tube de verre sensiblement

de même diamètre et perforé, en outre, de nombreux trous disposés en séries alternantes le long de plusieurs génératrices. Ce tube est soudé au centre de la base d'une ampoule de verre à peu près conique et dont le sommet est muni d'une tubulure qui peut être bouchée (fig. 6). Le tube est enfoncé dans un bouchon dont on ferme une sorte d'éprouvette qui lui sert de manchon; le manchon et l'ampoule supérieure sont de même volume. On les remplit très exactement avec de l'eau de mer phtaléinée. L'animal sert de bouchon entre l'ampoule et le tube et intercepte toute communication entre les deux étages de l'appareil. Un petit tube latéral permet au liquide de l'étage inférieur de se déplacer plus ou moins sous l'influence des mouvements du corps de l'animal. L'eau de mer de l'ampoule sert donc exclusivement à la respiration de la branchie; l'eau du manchon entretient exclusivement la respiration de la peau, à laquelle elle parvient par les nombreuses perforations du tube central. Les mouvements de l'animal dans ce tube brassent, d'ailleurs, incessamment la masse liquide et renouvellent les contacts.

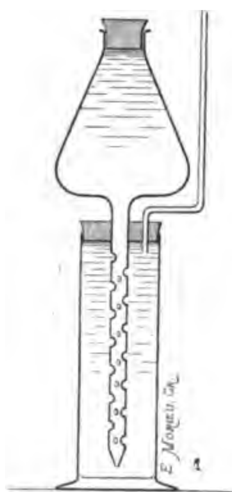


Fig. 6.

Dans ces conditions, on observe que l'étage inférieur de l'appareil est bien plus rapidement décoloré que l'étage supérieur, et, comme les volumes liquides sont égaux, on peut déjà conclure que la respiration cutanée est ici, non seulement réelle, mais prépondérante. L'expérience porte sur un animal sain, normal, non vivisecté et rend parfaitement visibles, en les isolant, les participations de la branchie et de la peau à l'acte respiratoire total.

Toutes ces expériences qualitatives, entachées des causes d'erreur que j'ai signalées plus haut, ne peuvent fournir que des indications générales. J'ai essayé de serrer de plus

près ces phénomènes et de mesurer la part qui revient à la respiration cutanée dans tous les cas.

J'ai commencé par m'assurer que tous les animaux vivisectés continuaient à vivre dans de bonnes conditions. Je les ai gardés fort longtemps en captivité dans cet état. J'ai voulu prévenir une objection qui aurait pu m'être faite à ce sujet. Il aurait pu se produire une perturbation dans la respiration de l'animal par la seule action du traumatisme, indépendamment de la privation de l'organe, comme cela se passe fréquemment chez les Vertébrés vivisectés qui, sous les apparences d'une santé continuée sans modifications, présentent, après certaines opérations, des perturbations physiologiques assez importantes.

Ce qui se passe pour les Vertébrés pouvait se passer aussi pour les Annélides bien que, *a priori*, dans le cas actuel, la chose fût peu vraisemblable. J'ai donc mesuré le coefficient respiratoire des animaux vivisectés, tout de suite après l'opération et aussi un certain temps après. Je n'ai le plus souvent trouvé aucune différence appréciable, même en faisant des déterminations nombreuses. D'autres fois, j'ai trouvé des modifications, mais, quand elles se manifestaient, elles ne pouvaient être expliquées par l'effet du traumatisme et s'interprétaient, d'ailleurs, facilement.

J'ai fait des mesures comparatives de ρ sur les animaux suivants normaux et vivisectés.

Espèces.		Poids en grammes.	ρ. en milligr.
Amphitrite Edwardsii.....	Normal.........	20,0	0,1
	Vivisecté.......	19,4	0,024
Audouinia tentaculata....	Normal.........	0,88	0,12
	Vivisecté.......	0,79	0,09
Arenicola marina........	Normal.........	3,65	0,15
	Vivisecté... ...	3,52	0,05
Sabella pavonina.........	Normal.........	4,465	0,3
	Vivisecté.......	4,015	0,22
Spirographis Spallanzanii.	Normal.........	1,7	1,1
	Vivisecté.......	1,25	0,75

Dans ce tableau, le coefficient respiratoire des animaux vivisectés a été calculé sur le poids du corps abranche.

La privation des branchies entraîne, comme on le voit, une diminution de l'intensité respiratoire, variable suivant les types étudiés, réelle chez tous.

La perturbation ainsi introduite est considérable chez l'*Amphitrite Edwardsii;* elle représente plus des trois quarts du coefficient normal qui tombe de 0,1 à 0,024. Chez l'*Arenicola marina* elle réduit ce même coefficient des deux tiers. Au contraire, chez la *Sabella pavonina* dont le coefficient passe de 0,3 à 0,22, chez l'*Audouinia tentaculata* (0,12 à 0,09) et chez le *Spirographis Spallanzanii* (1,1 à 0,75), la diminution produite n'est que d'un quart environ et elle est relativement très faible.

Tous ces animaux ont donc une respiration mixte, à la fois cutanée et branchiale, ainsi que l'avaient déjà montré les expériences qualitatives citées plus haut. Chez les uns, dont les branchies sont fortement vascularisées, c'est la respiration branchiale qui est prépondérante ; chez les autres, c'est, au contraire, la respiration tégumentaire qui prédomine.

Déjà, chez les espèces des groupes précédemment étudiés, on a vu que la peau est le siège exclusif des phénomènes respiratoires, et que les organes plus ou moins désignés chez eux sous le nom de branchies, ne se distinguent pas physiologiquement du reste des téguments.

Cette importance capitale de la respiration cutanée persiste jusque dans les types supérieurs et ne s'amoindrit que chez quelques espèces où l'appareil respiratoire acquiert son maximum de vascularisation.

Du reste, la démonstration de ce qui précède a été poussée plus loin encore en ce qui concerne particulièrement le *Spirographis Spallanzanii.*

S'il est vrai qu'un animal appartenant à cette espèce conserve une activité respiratoire égale aux trois quarts de son activité respiratoire normale, quand on le prive de sa

branchie, il semble que la respiration d'un animal identique, privé de l'usage de sa peau, ne doive plus être que le quart de cette même respiration normale.

J'ai voulu vérifier cette sorte de réciproque, et, pour supprimer la respiration cutanée, j'opérais de la façon suivante :

J'extrayais avec précaution un animal de son tube que je l'obligeais à quitter progressivement par une pression modérée et cheminante sur son extrémité postérieure. Je l'essorais aussi complètement que possible avec du papier buvard, puis je l'enduisais copieusement de vaseline en ne respectant que la branchie; je remplissais de vaseline le tube évacué par l'animal et je l'enfonçais de nouveau dans ce tube de manière qu'il y eût, entre la peau et la paroi du tube, une couche de vaseline continue et compacte, empêchant l'accès de l'eau sur toute sa hauteur. Cette dernière opération n'était pas très commode. Il fallait amorcer la rentrée de l'animal sur un centimètre ou deux et attendre que celui-ci se décide à continuer; de temps en temps, je profitais d'un amincissement local de son corps pour l'obliger à enfoncer de quelques millimètres de plus. Une fois l'opération terminée, je le remettais dans le bocal à expérience et je déterminais dans ces nouvelles conditions son coefficient respiratoire. Bien évidemment, son coefficient normal avait été mesuré préalablement.

L'animal, préparé comme il vient d'être dit, ne pouvait respirer que par sa branchie, la peau n'étant pas mouillée par l'eau de mer et celle-ci, du reste, ne pénétrant pas dans son tube. Il est à remarquer que, dans ces conditions, il ne rentrait jamais sa branchie qui demeurait constamment et complètement étalée, malgré l'agitation de l'eau et les secousses imprimées au bocal. En temps ordinaire, au contraire, il la rétractait dans son tube au moindre choc et restait souvent fort longtemps sans l'utiliser. Sa peau suffisait alors largement à ses besoins respiratoires. L'usage de celle-ci suspendu, la branchie demeurait sa seule ressource et il l'utilisait d'une façon permanente, obligatoirement.

La détermination du coefficient respiratoire, dans les deux parties de l'expérience, portait sur le même temps (vingt-cinq heures). Le coefficient normal étant 0,454, celui trouvé dans la respiration branchiale seule ne fut plus que 0,11. Il avait donc baissé de plus des trois quarts, ce qui, comme on le voit, concorde parfaitement avec le résultat de la vivisection.

Pour donner plus de précision et de rigueur à cette concordance remarquable, j'ajouterai que l'animal débarrassé de sa vaseline et placé dans un autre tube naturel frais, a accusé, vingt-quatre heures après, un coefficient respiratoire de 0,48. La vaseline n'a donc pas eu d'action toxique et n'a introduit dans les phénomènes à mesurer aucun nouveau facteur.

On peut se demander encore ce que devient le coefficient respiratoire d'un animal vivisecté, quand on continue à le suivre pendant longtemps. Il y a eu, à ce point de vue, des différences suivant les espèces considérées.

Chez les espèces à respiration branchiale très active telles que l'*Amphitrite Edwardsii* et l'*Arenicola marina* la valeur de ρ restait faible et à peu près constante pendant très longtemps, jusqu'à ce que les branchies aient commencé à se régénérer. Ceci écarte absolument l'hypothèse d'une influence perturbatrice quelconque due au traumatisme considéré en lui-même.

Chez les espèces à respiration branchiale peu active, au contraire, telles que le *Spirographis Spallanzanii*, le coefficient respiratoire se relève rapidement et revient au chiffre normal au bout de quinze à vingt-cinq heures.

Les variations de ρ, après la section de la branchie, sont, d'ailleurs, très apparentes sur une courbe où les valeurs du coefficient respiratoire sont portées en ordonnées et les valeurs du temps en abcisses (fig. 7).

La part respiratoire de la branchie étant peu importante, l'animal arrive très bien à compenser ce léger déficit. Par quel mécanisme exact cette compensation s'opère-t-elle?

Il est probable que la vitesse circulatoire doit augmenter dans ce cas, puisque les mêmes échanges gazeux finissent par se produire à travers des surfaces respiratoires différentes.

Chez les animaux possédant du sang coloré et un appareil circulatoire différencié, on est donc amené à considérer

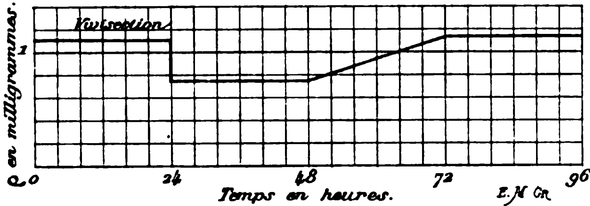


Fig. 7.

deux variétés de branchies très différentes au point de vue physiologique :

Les unes sont particulières aux types les plus élevés en organisation, comme la *Marphysa sanguinea* chez les Errants, l'*Amphitrite Edwardsii* et l'*Arenicola marina* chez les Sédentaires. Dans la respiration totale, mixte, que nous avons reconnu exister dans tous les cas, elles assurent la plus grande partie de l'excrétion carbonique. Ce sont des branchies vraies, au sens physiologique du mot.

Les autres ne manifestent qu'une activité respiratoire faible, laquelle représente une petite partie seulement de l'activité totale. Ces branchies ont d'ailleurs une grande surface et augmentent d'autant la surface générale des téguments. Ces considérations permettent de penser que l'activité respiratoire de ces organes est, à surface égale, du même ordre, ou même d'ordre plus faible, que l'activité cutanée. *Il n'y a donc aucune spécialisation de la fonction sur eux et, physiologiquement, ce ne sont pas des branchies.*

Ces organes sont cependant très différenciés et ont un aspect bien spécial. Cette différenciation n'est compatible qu'avec une fonction particulière, bien définie. Quelle est cette fonction ?

Si on examine attentivement un *Cirratulus cirratus* ou une *Audouinia tentaculata* placés dans un cristallisoir sur fond de sable, on ne tarde pas à voir l'animal se servir activement de ses filaments tentaculaires pour déplacer les grains de sable, les attirer à lui et s'en recouvrir plus ou moins. Ces filaments ont été distingués par les anatomistes en deux catégories, suivant qu'ils contiennent un simple cæcum vasculaire ou une anse vasculaire complète. Les premiers sont appelés filaments tentaculaires, les autres branchies. Or, l'animal se sert indifféremment, comme organes préhensiles, des uns et des autres. L'expérimentation nous a montré, d'autre part, que le rôle respiratoire de ces soi-disant branchies est très faible et correspond simplement à une augmentation de la surface tégumentaire. *La définition anatomique des branchies des Cirratulidæ n'est donc pas confirmée par l'expérimentation physiologique.* Ce sont de simples organes préhensiles, tout comme les filaments préhensiles dont on avait cru pouvoir les distinguer.

Ces organes, grêles, filamenteux, possédant la même fonction de préhension, se retrouvent très abondants sur le protoméride des *Terebellidæ* et aussi sur le protoméride des *Ampharetidæ*, des *Amphitecnidæ*, ainsi que sur les parapodes du deutoméride des *Sabellaridæ*. Chez les *Terebellidæ* et chez les autres familles qui viennent d'être citées, ces filaments préhensiles augmentent notablement la surface du corps de l'animal, et respirent au même titre que le reste de la peau. On s'explique très bien alors que la privation de ces filaments, entraînant pour l'animal une diminution de sa surface, entraîne aussi une diminution correspondante de son activité respiratoire.

Un certain nombre d'auteurs, Edmond Perrier entre autres, croient que les branchies céphaliques des *Serpulidæ* ne sont pas autre chose que des filaments tentaculaires modifiés. L'expérience nous a montré que ces organes céphaliques n'étaient pas des branchies; ce sont donc vraisemblablement de simples tentacules, possédant, tout comme leurs

correspondants des familles précédentes, une fonction de préhension. Et, en effet, une observation patiente et attentive du *Spirographis*, vivant en captivité, m'a parfaitement convaincu de la réalité de cette fonction.

L'organe s'est modifié ici; il n'a plus l'aspect filiforme qu'il présentait initialement. L'animal est plus étroitement sédentaire que dans le cas des *Cirratulidæ* et des *Terebellidæ*. Il habite un tube qu'il ne peut ni quitter ni refaire, et ce tube est soudé, fixé lui-même à un support. J'avais souvent remarqué que l'animal en dehors de toute espèce de choc, de secousse, d'excitation quelconque, contractait brusquement son panache céphalique sans cause apparente et le rentrait dans son tube, pour l'étaler de nouveau quelques instants après. J'ai fini par m'assurer que c'était là un moyen de capturer les petits Copépodes ou Amphipodes passant à sa portée. Le panache se referme sur eux, les emprisonne vivement, les agglutine et les amène au fond de l'entonnoir spiralé où se trouve la bouche. Il existe d'ailleurs, le long de ce panache, chez un grand nombre d'espèces de *Serpulidæ*, une sorte de rigole ciliée aboutissant à la bouche et y conduisant d'une façon permanente les petites particules organiques en suspension dans l'eau ; la contraction brusque et violente de tout l'appareil n'est utilisée que d'une façon intermittente, pour la capture des grosses proies.

A. Soulier avait déjà admis chez le *Spirographis Spallanzanii* que la branchie possédait une fonction préhensile, superposée à la fonction respiratoire.

Ces organes de préhension, très développés, sont en relation avec le genre de vie des *Serpulidæ* chez lesquels se trouve précisément atteint le maximum de sédentarité. Ce ne sont donc là aucunement des branchies. Comme dans le cas des filaments des *Cirratulidæ* et des *Terebellidæ*, ils augmentent simplement l'étendue de la surface tégumentaire et ajoutent leur action à celle du reste de la peau.

Ainsi qu'on le voit, un grand nombre d'organes consi-

dérés, jusqu'à maintenant chez les Annélides, comme spécialement respiratoires, c'est-à-dire comme des branchies, ne justifient point cette dénomination. Cela tient évidemment à ce qu'on n'avait jamais cherché à élucider leur fonction exacte. On avait attaché la plus haute importance à leur situation, à leurs détails anatomiques (ciliation, vascularisation, minceur, etc.), et on avait fait simplement de la physiologie intuitive : *On avait attribué une fonction respiratoire spéciale à tout organe qui se présentait avec des circonstances anatomiques plus ou moins favorables à l'osmose.* De Quatrefages avait même essayé de donner une définition anatomique générale des branchies des Annélides, et on sait que cette tentative tomba d'elle-même devant les faits.

Leur situation et leur dépendance sont extrêmement variables et ne permettent pas de les homologuer. Leur constitution anatomique, très variable aussi, ne permet pas davantage de les caractériser et de les reconnaître.

L'expérimentation physiologique a eu l'avantage de préciser, dans le nombre considérable d'organes hétéroclites, indifféremment appelés branchies, ceux qui étaient vraiment et spécialement respiratoires. Tout le reste, c'est de la peau, du tégument banal, peu ou point différencié histologiquement, non spécialisé physiologiquement.

Une branchie, au point de vue physiologique, doit centraliser, monopoliser, d'une manière, ou exclusive ou tout au moins considérable, la fonction respiratoire d'un animal. A défaut d'autre définition possible, je donnerai cette définition physiologique des organes respiratoires des Annélides :

Les branchies des Annélides sont des organes pectinés ou ramifiés, tantôt situés sur les divers mérides du corps (Eunicidæ Arenicolidæ), tantôt exclusivement céphaliques (Terebellidæ), toujours fortement vascularisés et dont l'activité respiratoire propre est considérable (trois quarts et plus de la respiration totale), par rapport à celle des téguments (un quart de la respiration totale).

En appliquant cette définition à tous les types étudiés et

plus généralement à tout le groupe, il m'est permis maintenant de formuler les conclusions suivantes, qui serviront de résumé à cette longue étude :

I. — D'une manière tout à fait générale, les Annélides respirent par la peau et n'ont point d'organes respiratoires différenciés.

II. — Cependant, chez quelques types élevés (*Eunicidæ*, parmi les Errants, *Terebellidæ*, parmi les Sédentaires), il se différencie des branchies où la fonction respiratoire se localise d'une façon intense et efficace. Cette localisation n'est, d'ailleurs, jamais exclusive, la respiration tégumentaire existant dans tous les cas.

III. — Les organes appelés branchies chez les *Cirratulidæ* et les *Serpulidæ* ne sont pas des branchies; ce sont des organes préhensiles.

IV. — Les organes désignés sous le nom de branchies lymphatiques ou cœliaques, chez les espèces à sang incolore n'ont aucun rôle respiratoire particulier.

V. — Le liquide de la cavité générale possède une aptitude respiratoire très inférieure à celle du sang coloré, il n'acquiert les propriétés respiratoires du sang que lorsqu'il contient, comme ce dernier, des hématies chargées d'hémoglobine.

VI. — Les espèces à sang incolore peuvent être considérées physiologiquement, comme ne possédant que du liquide cœlomique.

*
* *

J'ajouterai en appendice, à la fin de ce chapitre, l'exposé rapide des expériences que j'ai entreprises pour vérifier si l'intestin des Annélides possédait des propriétés respiratoires. Je n'ai eu à ma disposition que des Syllidiens de trop petite taille, et je me suis surtout adressé à des Néréis de dimensions convenables, aussi transparentes que possible et pouvant être facilement examinées au compresseur.

Les phénomènes digestifs s'accompagnent chez tous les

animaux où ils sont bien connus, d'une sécrétion acide de la part de l'organe digérant. Ce milieu acide où se fait la digestion est dû à la présence d'*un acide fort*, existant à l'état libre. Le Dantec a vérifié qu'il en était ainsi dans la digestion intravacuolaire des Protozoaires, et on peut, sans trop s'aventurer, conclure provisoirement, jusqu'à vérification expérimentale, qu'il doit encore en être ainsi chez les Annélides.

On peut donc admettre que le critérium, permettant de reconnaître un acte digestif, est une sécrétion d'acide fort. D'autre part, un acte respiratoire, quel qu'il soit, aboutit à une sécrétion d'acide carbonique, c'est-à-dire à une sécrétion d'acide moyen. Il existe, d'ailleurs, des réactifs colorimétriques fort sensibles, spéciaux à chacune des fonctions acides forte, moyenne, faible, et permettant de les distinguer aisément. Parmi ceux caractéristiques de la fonction acide forte, je citerai l'alizarine sulfo-conjuguée employée par Le Dantec, l'acide rosolique, l'orange Poirrier n° 3. La fonction acide moyenne est décelée par la phénolphtaléine, la fonction acide faible par le bleu-coton ou bleu C4B.

Si on examine un animal transparent au compresseur dans de l'eau de mer sensibilisée successivement avec des réactifs colorimétriques convenablement choisis, on pourra déterminer de quelle nature sont les sécrétions acides intestinales. Si l'une des parties de l'intestin, non sensible à l'orange n° 3, décolore, au contraire, la phénolphtaléine avalée, on pourra conclure avec une quasi-certitude que cette partie respire et ne digère pas.

Avec les Néréis je n'ai pu obtenir aucun résultat dans ce sens. Peut-être le phénomène existe-t-il chez les Syllidiens et leur est-il spécial? Il n'aurait rien d'impossible ni de bien étonnant en soi. Il existe déjà chez un certain nombre d'animaux inférieurs à l'état adulte ou à l'état larvaire, et chez tous les Chordés il devient la règle. Il y a là, en ce qui concerne les Syllidiens, en particulier, une intéressante vérification à poursuivre.

IV

Modifications de la respiration des Annélides pendant la maturité sexuelle et les métamorphoses.

La maturité sexuelle est accompagnée chez la plupart des Annélides d'un certain nombre de phénomènes biologiques remarquables.

Extérieurement, l'aspect change profondément. Le volume d'un individu mûr est considérablement augmenté; l'accroissement porte surtout sur le diamètre qui peut devenir 2, 3 et 4 fois plus grand que chez l'individu stérile. La coloration des téguments change et prend une teinte caractéristique. Cette teinte est en général plus claire que la teinte habituelle de l'animal. C'est ainsi que la *Nereis irrorata* devient blanchâtre, l'*Audouinia tentaculata* passe du brun au jaune ocreux, la *Lysidice ninetta* du brun rougeâtre foncé au violet grisâtre.

Les modifications internes ne sont pas moins importantes. Les éléments sexuels, produits par l'épithélium péritonéal, se développent dans la cavité générale. Ils s'entourent rapidement d'amibocytes chargés de graisse et, au fur et à mesure que les œufs ou les spermatozoïdes grossissent, la graisse et les amibocytes eux-mêmes sont absorbés et digérés.

Souvent, le processus va plus loin encore et les amibocytes, par une véritable phagocytose, dévorent tous les tissus, le tube digestif lui-même, au profit des éléments génitaux qui s'en nourrissent. La maturité complète atteinte, l'animal n'est plus qu'un sac à œufs ou à spermatozoïdes, dont la rupture mettra ceux-ci en liberté.

Le plus souvent cependant, l'évacuation des produits sexuels se fait par les néphridies qui subissent aussi à ce moment un certain nombre de modifications.

Dans le premier cas, l'animal ne survit pas à la ponte; dans le second, il se dégonfle, pour ainsi dire, et son

volume diminue énormément; il présente alors un aspect très amaigri, plus ou moins flasque, avec tous ses tissus amincis, réduits, et un liquide cavitaire extraordinairement pauvre en amibocytes.

La cavité générale, immédiatement après la ponte, se remplit de nouveau de liquide. Ce liquide est, soit de l'eau absorbée et filtrée par osmose à travers le tube digestif, soit de l'eau introduite directement par les néphridies. Puis, les amibocytes se reforment, et, au bout de quelques jours, l'animal a repris sensiblement son aspect ordinaire.

Tous ces phénomènes si particuliers et, d'ailleurs, bien connus, essentiellement liés à la reproduction, à la conservation de l'espèce ne vont pas sans des perturbations graves apportées dans la vie de l'individu. Ces perturbations peuvent aller jusqu'à la mort du générateur au moment de la ponte. Dans le cas ordinaire, elles ne vont pas jusque-là.

Longtemps avant la ponte, la nutrition de l'animal est ralentie, presque complètement suspendue; celui-ci perd son activité, s'immobilise, s'enferme, si c'est un Errant, dans une sorte de retraite provisoire qui est quelquefois un tube comparable à celui des Sédentaires.

J'ai pensé que la respiration devait être modifiée elle aussi et j'ai cherché dans quel sens et de combien elle l'était. Je me suis trouvé à Tatihou au moment où il était possible de récolter des individus mûrs de quelques types. J'ai pu ainsi étudier les formes suivantes :

Lysidice ninetta.
Audouinia tentaculata.
Cirratulus cirratus.
Nereis irrorata.

Pour cette dernière espèce, la période de maturité sexuelle est caractérisée non seulement par les transformations générales, externes et internes, que je viens d'énumérer, mais encore par un changement de forme, par une véritable métamorphose. Ce nouveau phénomène, désigné

sous le nom d'épigamie ou épitoquie, est commun à un certain nombre d'espèces de *Syllidæ*, d'*Hesionidæ*, de *Cirratulidæ* et surtout de *Nereidæ* où il est extrêmement fréquent. La *Nereis irrorata* peut être, d'ailleurs, considérée comme le type des espèces à métamorphoses.

Je vais exposer d'abord les résultats obtenus dans l'étude de la maturité sexuelle chez les espèces sans métamorphoses.

On aurait pu s'attendre, avec quelque vraisemblance, à trouver, au moment de la maturité sexuelle, une diminution de l'activité respiratoire, se produisant parallèlement au ralentissement de la nutrition générale et de l'activité des mouvements. Il n'en est rien. Le coefficient respiratoire a été soigneusement mesuré successivement avec des exemplaires mûrs et des exemplaires stériles de la même espèce et les résultats numériques obtenus, consignés dans le tableau ci-dessous :

Espèces.		Poids en grammes.	ρ en milligrammes.
Lycidice ninetta	Stériles	0,13	2,72
	Mûrs	0,33	2,68
Cirratulus cirratus	Stériles	0,23	1,27
	Mûrs	0,43	1,33
Audouinia tentaculata	Stériles	1,27	0,11
	Mûrs	1,12	0,14

Ainsi qu'on le voit, l'activité respiratoire ne diminue pas pendant la période de maturité sexuelle. Bien au contraire, elle manifeste une tendance assez nette à l'augmentation. Parmi les animaux mûrs, je n'ai pas observé de différences entre les mâles et les femelles. Pour la *Lycidice ninetta* le poids moyen des animaux mûrs est supérieur à celui des stériles, et il est facile de voir que si les premiers avaient eu le poids plus faible des seconds, leur coefficient respiratoire aurait été plus élevé. Cette espèce n'introduit donc aucune discordance dans les résultats fournis par les deux autres. Chez toutes, il y a manifestement une augmentation

de l'excrétion carbonique. Comment interpréter ce fait?

Une première hypothèse consisterait à admettre que la quantité d'oxygène consommé par l'animal n'augmente pas proportionnellement à l'augmentation de l'anhydride carbonique produit, c'est-à-dire que le quotient $\frac{CO^2}{O}$ s'accroît. En d'autres termes, il y aurait asphyxie plus ou moins considérable, et l'animal, en état de maturité sexuelle, aurait sa vitalité plus ou moins fortement diminuée. Or, il n'en est pas ainsi. Plus que jamais, il a besoin de toutes ses ressources pour mener à bien le développement des produits sexuels. Sa vitalité se trouve concentrée en quelque sorte; elle n'offre point de nombreuses manifestations extérieures, mais elle est employée très activement à d'importantes opérations internes : autodigestion des tissus, prolifération considérable de l'épithélium péritonéal, nutrition intense et accroissement des éléments génitaux.

Cette explication n'est donc pas admissible. Il est infiniment plus vraisemblable de supposer que la consommation d'oxygène augmente avec l'excrétion carbonique et qu'il ne s'agit point d'une asphyxie mais bien d'une activité plus grande des échanges respiratoires.

L'oxygène est, en effet, le seul aliment que l'animal ne puisse pas puiser en lui-même et qu'il soit obligé d'emprunter au milieu extérieur pour subvenir à l'élaboration de ses œufs. La fonction respiratoire, à l'opposé de toutes les autres fonctions de l'organisme générateur, ne peut pas être suspendue ou diminuée. C'est elle qui assure, par l'intermédiaire du liquide cœlomique, les échanges gazeux dont les éléments sexuels sont le siège et qui sont indispensables, d'ailleurs, à leur développement. L'animal possède bien, pour nourrir ses œufs ou ses spermatozoïdes, des réserves plastiques, mais il ne possède pas de réserves d'oxygène pour les faire respirer et l'expérience montre que ceux-ci respirent plus activement que les éléments constitutifs de ses propres tissus, puisque ϱ augmente.

J'ai rencontré le même phénomène, plus accentué, chez les espèces épitoques.

La *Nereis irrorata* commence à se transformer à la fin du mois d'août : elle fabrique de véritables tubes où elle vit d'une vie presque complètement sédentaire. On trouve alors, dans les vases à Zostères, des tubes muqueux, quelquefois transparents, où l'animal apparaît avec une coloration blanchâtre, d'un blanc gras, accusant la boursouflure de la partie moyenne et postérieure du corps, bourrée de produits génitaux. Un peu plus tard, les yeux se développent énormément, les parapodes poussent une rame dorsale où apparaissent des bouquets de soies natatrices en forme de longues palettes, et, vers le milieu de septembre, la transformation est terminée. Dans les tubes, au lieu de Nereis longues et minces on trouve les formes mûres, courtes, épaisses, comme ramassées, avec leurs soies spéciales : ces formes si particulières ont été désignées sous le nom d'Heteronereis. L'Heteronereis mâle est différente de l'Heteronereis femelle; la première est, dans le cas actuel, plus courte et d'une teinte plus claire; ses longues soies lui font une double bordure latérale rouge orangé.

On admet généralement que les Heteronereis, immédiatement après la transformation, acquièrent une extrême mobilité, deviennent nageuses et que leur vie, très active, contraste avec la vie rampante, quasi sédentaire de la forme atoque. C'est là une notion classique qui ne me paraît pas mériter, dans tous les cas, la créance qu'on lui accorde sans vérification. Pour ma part, je n'ai jamais rencontré les Heteronereis de *Nereis irrorata* nageant. Je les ai toujours trouvées dans la vase à Zostères et enfermées dans les mêmes tubes où vivait la forme ordinaire avant la transformation. Ces mêmes Heteronereis, placées dans de larges bocaux aérés, sur une épaisse couche de sable, s'enfouissent immédiatement et ne nagent jamais. Je ne les ai vues quitter leurs galeries que la nuit, comme, d'ailleurs, la forme stérile, chez les autres espèces ayant le même habitat. Je

crois que, en ce qui concerne la *Nereis irrorata* tout au moins, la transformation génitale ne s'accompagne que de changements faibles, ou même nuls, relativement à l'activité générale et au genre de vie.

M. Fauvel, qui a longuement observé les Annélides, croit également que cette notion du brusque changement d'allures au moment de la métamorphose n'est pas le plus souvent conforme à la réalité des choses.

Quoi qu'il en soit, j'ai successivement mesuré, dans les mêmes conditions, le coefficient respiratoire de la *Nereis irrorata* atoque, de la forme hétéronéréidienne mâle et de la forme hétéronéréidienne femelle correspondantes, et voici les chiffres recueillis :

Espèces.	Poids en grammes.	ρ en milligrammes.
Nereis irrorata sterile.................	0,50	1,53
—	0,93	0,44
Heteronereis mâle.....................	0,43	2,04
Heteronereis femelle...................	0,79	1,38

Ces divers coefficients ont été obtenus avec un nombre d'exemplaires suffisant, dans chaque cas, pour donner le même poids total, 5 grammes environ. L'erreur relative dans les mesures est ainsi uniformisée.

On voit immédiatement que la forme hétéronéréidienne mâle accuse, à poids à peu près égal, une augmentation de $2,04 - 1,53 = 0,51$ sur la forme stérile, soit très sensiblement une augmentation de un tiers du coefficient respiratoire de celle-ci.

La forme hétéronéréidienne femelle montre également une augmentation de $1,38 - 0,44 = 0,94$ sur la forme atoque. Mais ici l'égalité de poids n'est pas réalisée et il faut en tenir compte. Une *Nereis irrorata* stérile, pesant $0^{gr},79$ seulement, aurait un coefficient respiratoire d'environ 0,95 ou 0,98 et la différence n'est plus alors que 0,43 ou 0,40. Elle représente encore approximativement un tiers du coefficient primitif.

De ces expériences on peut conclure que, chez les espèces à métamorphoses, l'activité respiratoire, pendant la maturité sexuelle, est encore plus fortement augmentée que dans le cas des espèces sans métamorphoses. Elle augmente ici d'un tiers environ de sa valeur.

Le phénomène est d'ailleurs très net dans les deux cas, et, dans les deux cas encore, le sexe ne paraît pas intervenir; les mâles et les femelles le présentent au même degré.

L'explication la plus plausible qu'on puisse en donner consiste à admettre que le développement des produits sexuels exige, avec l'utilisation totale des réserves accumulées par le générateur, une importante consommation d'oxygène, laquelle ne peut être alimentée que par une respiration générale plus active.

V

Relations de l'activité respiratoire des Annélides avec l'habitat et le genre de vie.

Les Annélides ont des habitats très divers et des genres de vie très différents. La subdivision immédiate des Polychètes en Errants et Sédentaires est basée sur ces différences.

Mais parmi les Errants tous ne sont pas errants au même degré; les uns sont nageurs, pélagiques et réalisent, si je puis m'exprimer ainsi, le maximum d'errance; d'autres sont rampants, vivent sur les rochers, dans les touffes d'algues ou de bryozoaires; d'autres sont plus ou moins constamment enfouis dans le sable; d'autres, enfin, se creusent des galeries temporaires dans l'enduit argileux garnissant les fissures des rochers ou dans les vases à zostères.

De la même manière, il y a, parmi les Sédentaires, des formes relativement mobiles et voyageuses, d'autres habitant des galeries dans le sable ou la vase, mais pouvant abandonner ces galeries pour en creuser de semblables

ailleurs; d'autres complètement fixées, habitant des tubes fabriqués par l'animal lui-même.

J'ai pensé qu'il serait intéressant de savoir s'il existe une relation entre l'activité respiratoire d'une part, et l'activité générale des mouvements de l'autre. La méthode à suivre dans cette étude consiste à comparer, à égalité de poids, des animaux très voisins comme organisation, ne présentant de différences que dans le genre de vie. Mais ces conditions sont très difficiles à réaliser et j'ai dû me contenter de conditions approximatives :

Dans la série des Errants, on peut ranger quelques types par ordre d'activité générale décroissante :

Alciope candida comme type nageur, *Phyllodoce laminosa* ou *Eulalia viridis* comme type rampant, *Nephthys Hombergii* comme type habitant le sable, et *Nereis irrorata* ou *Nereis diversicolor* comme types construisant dans le sable et dans les vases à zostères de véritables tubes. Ces animaux ont tous une organisation simple, bien que légèrement différente, et leur comparaison, à poids égal, fournit les chiffres suivants :

Espèces.	Poids en grammes.	ρ en milligrammes.
Alciope candida, pélagique..............	»	»
Phyllodoce laminosa, rampant...........	0,48	0,52
Eulalia viridis, rampant.................	0,23	0,52
Nephthys Hombergii, ensablé.............	1,43	0,58
— —	0,89	1,01
— —	0,39	1,12
Nereis irrorata, galeries dans le sable.....	0,93	0,44
— —	0,85	1,53
Nereis diversicolor, —	0,93	0,77

Dans cette série, le premier terme, qui aurait pu être très instructif, manque malheureusement. Une *Phyllodoce laminosa* de 0gr,48 possède un coefficient respiratoire représenté par 0,52 et une *Nereis irrorata* du même poids (0gr,50) un coefficient de 1,53; une *Eulalia viridis* de 0gr,23 accuse pour ρ

une valeur de 0,52 et une *Nereis diversicolor* du même poids (0gr,22) donne 0,77.

Le résultat semblerait paradoxal si on ne considérait que le genre de vie mais il ne faut pas perdre de vue que les *Phyllodocidæ* n'ont que du sang incolore, tandis que les *Nereidæ* possèdent du sang rouge. Ceci ne donne donc aucune indication utile.

Dans la série des Sédentaires, on peut considérer également quelques types d'habitat différent.

Espèces.		Poids en grammes.	ρ en milligrammes.
Nerine cirratulus	Ensablés peu profondément dans du sable très propre.	0,36	0,92
Travisia Forbesii		0,28	0,74
Amphitrite gracilis	Fissures de rochers	0,19	1,5
Spirographis Spallanzanii	Tube fixé	1,7	1,1

Mais, ici encore, les différences d'organisation sont trop considérables pour qu'on puisse tirer de ces chiffres une conclusion ferme.

En comparant directement les formes errantes aux formes sédentaires et les espèces de fond aux espèces de surface, on obtient :

Espèces.		Poids en grammes.	ρ en milligrammes.
Marphysa sanguinea	Errant	2,617	0,98
Arenicola marina	Sédentaires	3,65	0,15
Spirographis spallanzanii		2,3	0,34
Chætopterus variopedatus	Fond	3,95	0,06
Aphrodite aculeata	Fond	30,85	0,013
Amphitrite Edwardsii	Surface	26,33	0,02
Hermione hystrix	Fond	4,21	0,12
Sabella pavonina	Surface	4,36	0,3

On arriverait peut-être à des résultats plus précis en

opérant sur un grand nombre d'espèces voisines au point de vue anatomique et présentant cependant quelques différences d'habitat. Les familles des *Aphroditidæ*, *Phyllodocidæ* *Nereidæ*, *Terebellidæ*, *Serpulidæ*, considérées isolément, pourraient donner, à ce point de vue, des types assez variés.

Il est donc très difficile de démêler exactement, parmi tous les facteurs biologiques dont il faut tenir compte dans la respiration des Annélides, la part d'influence qui revient au genre de vie. Il n'est pas possible de se prononcer en ce moment, mais la question ne paraît pas insoluble.

Bien plus facile est, au contraire, l'étude de certaines circonstances accessoires qui sont en relation étroite avec le genre de vie comme, par exemple, l'influence des marées, la possibilité d'une respiration aérienne, le rôle du tube chez les tubicoles.

Ici, l'expérimentation peut être appliquée directement sur le même individu dans différentes conditions parfaitement déterminées, et il est à prévoir qu'elle fournira des résultats précis.

a) *Régime respiratoire à marée basse*. — Un grand nombre d'espèces littorales se trouvent découvertes plus ou moins longtemps à marée basse.

Les espèces rampantes se trouvent à peu près complètement à sec, les espèces, vivant dans le sable ou la vase, sont privées d'eau pendant plusieurs heures ; le sable est essoré plus ou moins parfaitement et n'offre plus qu'une humidité faible, non renouvelée.

Je me suis demandé si leur respiration ne subissait pas, de ce fait, une perturbation appréciable, pouvant être mesurée.

Pour m'en assurer, j'ai opéré de la façon suivante :

Dans une première expérience, les animaux étaient étudiés avec un fond de sable ou avec des fragments de rochers recouverts d'eau de mer. Ils s'enfouissaient dans le sable, y creusaient des galeries ou rampaient à la surface des pierres.

La pesée correspondante faite, l'eau était siphonée le plus

exactement possible, sans ouvrir le bocal. Les animaux restaient dans le sable humide ou rampaient sur les pierres humides et vivaient exactement dans les conditions où ils se trouvent à marée basse. Le courant gazeux était rétabli avec la même vitesse que précédemment. Cette fois, l'absence de la résistance opposée par l'eau au passage de l'air, nécessitait un petit réglage correcteur, facile à réaliser, d'ailleurs, au moyen d'une ou deux pinces placées sur le tube de caoutchouc aspirateur. Dans les deux cas, la durée de l'expérience était la même. Dans ces conditions, j'ai obtenu les chiffres suivants :

Espèces.	Poids en grammes.		ρ en milligr.
Nereis irrorata......	0,93	Sur fond de sable, dans l'eau de mer.	0,44
		— à sec............	0,30
Sigalion squamatum.	0,321	Sur fond de sable, dans l'eau de mer.	0,51
		— à sec............	0,56
Glycera convoluta....	0,312	Sur fond de sable, dans l'eau de mer.	1,24
		— à sec............	1,3
Eulalia viridis......	0,23	Dans l'eau de mer.................	0,52
		A sec............................	0,59
Perinereis cultrifera.	1,25	Dans l'eau de mer................	0,27
		A sec............................	0,32
Lysidice ninetta.....	0,13	Dans l'eau de mer.................	2,72
		A sec............................	2,81

Ainsi qu'on le voit, les différences sont faibles et le régime respiratoire à marée basse est peu différent du régime ordinaire. Il a cependant une légère tendance à l'accélération qui se manifeste d'une manière très générale. A quoi attribuer ce phénomène?

Faut-il voir là un commencement d'asphyxie accompagné d'un dégagement de CO^2 plus grand que normalement, ainsi que cela se produit toujours en pareil cas? Cette explication pourrait, à la rigueur, s'appliquer aux espèces vivant dans le sable. L'eau qui y est retenue à marée

basse, et qui, d'ailleurs, ne se renouvelle pas, est manifestement insuffisante pour assurer, pendant plusieurs heures la respiration des animaux. Il y aurait là une asphyxie partielle, une sorte de gêne respiratoire temporaire, supportée périodiquement, à chaque marée basse, par les espèces ensablées. J'ai vérifié, du reste, expérimentalement, que le coefficient respiratoire reprenait très sensiblement sa valeur primitive en remettant de l'eau dans le bocal.

La même explication n'est plus aussi vraisemblable dans le cas des espèces qui rampent à la surface des rochers. Dans l'intervalle des pleines mers il y a bien, surtout au début, une certaine humidité sur ces rochers, dans les fissures, dans le tapis des végétations diverses dont ils sont généralement recouverts, mais l'insuffisance de l'eau ainsi retenue serait encore plus grande que précédemment et devrait se traduire par une asphyxie plus accentuée. Or, il n'en est pas ainsi, chez les espèces que j'ai étudiées tout au moins.

De plus, les *Eulalia viridis*, *Phyllodoce laminosa*, *Perinereis cultrifera* se déplacent très activement à marée basse. Elles rampent à l'air libre, quelquefois très sec, et ne paraissent pas souffrir le moins du monde de cette nécessité; elles ne paraissent pas non plus rechercher particulièrement les fissures les plus humides et vont indifféremment sur les dépressions et les saillies du rocher. L'interprétation précédente ne peut plus leur être appliquée et il faut en chercher une autre.

Je pense qu'on pourrait admettre, pour ces espèces, l'existence d'une respiration aérienne directe à travers la peau humide. La proportion de l'oxygène dans l'air étant, à volume égal, beaucoup plus considérable que la proportion d'oxygène dissous dans l'eau, l'animal absorberait, par unité de temps, une quantité d'oxygène plus grande. Les oxydations organiques seraient légèrement accélérées et se traduiraient en particulier par un dégagement plus grand d'anhydride carbonique. Il se passerait là quelque chose

d'analogue à ce qui se produit quand on fait respirer, à un même animal, successivement de l'air ordinaire et de l'oxygène pur.

Du reste, l'existence d'une respiration aérienne directe, par l'intermédiaire de la peau, me paraît infiniment probable, sinon certaine, chez un grand nombre d'espèces d'Annélides.

L'*Eulalia viridis*, en particulier, respire fort bien et vit très longtemps dans un bocal vide dont les parois sont simplement humides. J'en ai conservé ainsi pendant plusieurs semaines sans les remettre dans l'eau.

La *Marphysa sanguinea* vit également très bien sur une légère couche de sable humide dans un bocal aéré par un courant d'air continu.

Il est certain que, dans ces cas particuliers, il ne s'agit plus d'une accommodation transitoire et de peu de durée, à un mode d'existence anormal. La quantité d'eau non renouvelée, représentée par l'humidité des parois du bocal et du sable, est infime et il faut nécessairement que l'animal puise l'oxygène qui lui est indispensable en dehors de cette eau, c'est-à-dire dans l'air, directement.

b) *Rôle du tube chez les Sédentaires.* — Parmi les Annélides Sédentaires, certaines espèces vivent dans des tubes simplement creusés dans le sable ou la vase, d'autres sécrètent des tubes indépendants, muqueux, plus ou moins consistants, quelquefois calcaires et ayant toujours une paroi propre.

Le type de ces tubes est le tube en U de l'*Amphitrite Edwardsii*, pour la première catégorie, et le tube du *Spirographis Spallanzanii*, pour la seconde.

J'ai cherché quelle pouvait être l'influence de ces tubes sur le mode respiratoire de l'animal et si leur existence n'introduisait pas des nécessités physiologiques spéciales, une sorte de mécanique respiratoire particulière. J'ai fait, dans ce but, quelques expériences que je vais maintenant rapporter.

J'ai d'abord étudié l'*Amphitrite Edwarsii*.

En introduisant un animal de belle taille dans un tube de verre de même diamètre que son tube naturel, j'ai pu me rendre compte que l'animal jouit, dans son tube, d'une mobilité très grande : il peut se retourner bout pour bout avec la plus grande facilité ce qui permet de supposer qu'il n'y a pas, dans le tube naturel, un orifice céphalique ni un orifice caudal spéciaux. Il développe des renflements locaux qui se déplacent le long de son corps et produisent ainsi l'effet de coups de piston successifs aspirant ou refoulant l'eau du tube et renouvelant ainsi l'atmosphère liquide qui le baigne.

Ce moyen n'est pas suffisant pour assurer à l'animal un renouvellement assez fréquent de l'eau nécessaire à sa respiration. Un individu mis en expérience dans un tube de verre étanche, ouvert aux deux bouts et suspendu au milieu d'un volume d'eau de mer considérable (6 litres), aérée, d'ailleurs, comme d'habitude, a asphyxié très rapidement. Le coefficient respiratoire, mesuré, montrait parfaitement cette asphyxie.

J'ai répété l'expérience avec un tube de verre semblable au précédent, mais percé, ainsi qu'une écumoire, d'un grand nombre de trous. L'animal a vécu dans de bonnes conditions et son coefficient respiratoire était à peu près égal à celui obtenu en le plaçant sur un fond de sable où il s'entourait d'un tube formé de sable agglutiné.

J'ai conclu de ces expériences que le tube naturel de l'Amphitrite n'était pas un tube étanche, qu'il était très perméable et que l'eau s'y renouvelait, non seulement par des courants allant d'un orifice à l'autre, mais aussi par imbibition directe et par toute sa surface.

Comme conséquence, facile à comprendre, de cette particularité, le tube doit se vider complètement à marée basse et ne doit posséder à ce moment que l'humidité générale du sable ambiant. L'animal n'a donc point une réserve d'eau dans les parties profondes de son tube, pour y attendre la

prochaine submersion, comme le veut l'explication classique.

La zone habitée par cette espèce est assez basse et ne découvre complètement qu'aux grandes marées, pendant un temps relativement court. S'il y avait alors une réserve d'eau dans le fond du tube, l'animal s'y cantonnerait. Les grandes dimensions de son tube ($1^m,30$ à $1^m,50$ de longueur totale) et l'activité relativement faible de sa respiration, permettent de supposer que la réserve ainsi conservée serait suffisante.

Expérimentalement, du reste, un animal, placé dans un tube de verre étanche, contenant 100 centimètres cubes d'eau, y vit trois ou quatre heures sans chercher à s'évader. Dans les conditions naturelles, il devrait donc pouvoir attendre, au fond de son tube, le retour de l'eau. Or, on observe le phénomène inverse.

Pendant les grandes marées, quand les prairies de zostères, habitat de prédilection des Terebelles, sont découvertes, on les voit très fréquemment sortir par l'un des orifices de leur tube. M. Malard avait déjà observé le phénomène et me l'avait signalé à mon arrivée à Tatihou.

Ces animaux sortent le plus souvent leur extrémité postérieure, mais j'en ai vu aussi qui sortaient leur extrémité antérieure avec leurs filaments céphaliques. Dans les deux cas, cette sortie indique chez l'animal une gêne respiratoire considérable, gène à laquelle il cherche peut-être à remédier par une absorption directe de l'oxygène de l'air. Cette absorption n'est pas aussi évidente que dans le cas des espèces rampantes. Un animal, à sec, sur fond de sable humide, dans un bocal aéré, vit, pendant quelques heures, dans des conditions à peu près normales mais il ne tarde pas à présenter des signes manifestes d'asphyxie, qui aboutissent à la mort au bout d'un temps compris entre quarante-huit et soixante-huit heures.

L'*Amphitrite Edwarsii* n'habite probablement pas son tube d'une manière absolument permanente ; elle doit l'abandonner plus ou moins complètement, surtout la nuit, et

nager librement dans l'eau pour le réintégrer ensuite.

Je n'ai pas observé le fait chez l'*Amphitrite Edwarsii* mais je l'ai observé très fréquemment chez l'*Arenicola marina* qui vit très bien dans une épaisse couche de sable recouverte d'eau de mer aérée. Ce dernier animal creuse des galeries où il reste tapi pendant le jour. La nuit, il quitte son tube et nage avec une grande activité. L'*Audouinia tentaculata* présente des particularités semblables.

Il est vraisemblable que les tubes, creusés dans le sable ou la vase, par les Annélides Sédentaires, sont des refuges temporaires qu'ils abandonnent la nuit pour vivre d'une vie plus active. Ils s'y abritent le jour et y respirent, grâce à la perméabilité de leurs parois, et aussi, grâce aux courants liquides provoqués par les mouvements du corps.

Le *Spirographis Spallanzanii*, que j'ai également étudié à ce point de vue, habite un tube assez résistant, sécrété par l'épiderme, et qu'il ne peut ni abandonner, ni reconstruire quand on l'en extrait artificiellement.

Ce tube est conique et ouvert aux deux extrémités. Il est fixé par l'extrémité effilée contournée en un tortillon à peu près plan qui adhère au support (bois flottant, pierre, etc.) sur lequel s'est developpé le jeune Spirographis. Le tube s'élargit alors, devient sensiblement cylindrique et s'allonge perpendiculairement au plan du tortillon de fixation.

Un tube et son animal, détaché de son support, et introduit dans un bocal plein d'eau de mer, se répare et se soude sur le fond du bocal en quelques heures. Le tube nouvellement sécrété est transparent et élastique.

Un tube déjà soudé, raccourci artificiellement par l'extrémité supérieure, ne se répare pas du côté mutilé; l'animal allonge son tube du côté postérieur et sécrète une sorte de pointe transparente appliquée étroitement dans l'angle formé par le fond du bocal avec sa paroi verticale.

Dans un tube de verre, de mêmes dimensions que le tube naturel, on remarque, chez le Spirographis, la production de deux sortes de mouvements : d'abord une série de con-

tractions et de renflements ondulatoires assez vifs, produisant dans le tube une circulation d'eau intense, circulation activée encore par le mouvement des cils du sillon copragogue; puis, des mouvements de contraction brusque de la moitié antérieure du corps, qui se raccourcit violemment et provoque la rentrée rapide du panache, sous l'influence du moindre contact, du moindre ébranlement et aussi sans influence appréciable. J'ai montré que ces derniers mouvements étaient en relation avec la préhension, mais on comprend qu'ils puissent aussi contribuer, comme les premiers, à renouveler l'atmosphère liquide du tube.

L'animal ne quitte jamais spontanément son tube. Cependant, dans une eau de mer non renouvelée, on observe les phénomènes suivants : au début, le panache céphalique reste replié et enfermé; puis il s'étale pendant des périodes de plus en plus longues. L'oxygène de l'eau commençant à s'épuiser, le panache ne rentre plus, et, si l'asphyxie augmente, la partie antérieure sort de son tube, le corps tout entier finit par suivre et par tomber, nu, au fond du bocal.

Il semble que, dans une atmosphère liquide appauvrie, les courants, produits dans l'intérieur du tube, ne suffisant plus à assurer la respiration, l'abandon de ce tube représente une ressource ultime que l'animal utilise pour mettre toute sa surface tégumentaire en contact immédiat avec la plus grande masse possible du milieu respirable.

En dehors de cette nécessité, le *Spirographis Spallanzanii* n'abandonne jamais son tube. Il vit remarquablement bien dans un bocal d'eau de mer aérée par le passage d'un courant d'air continu. Son panache préhensile reste étalé ou enfermé d'une façon tout à fait irrégulière et il est à prévoir que cette circonstance doit donner à l'intensité respiratoire une certaine inconstance. La surface générale du corps est, en effet, différente dans les deux cas. L'expérience a, d'ailleurs, vérifié cette prévision.

Un animal nu vit parfaitement pendant un jour ou deux; son coefficient respiratoire, déterminé tout de suite après

l'extraction, se montre très constant et proportionnel au temps; des pesées faites de deux heures en deux heures donnent des résultats indéfiniment concordants. Au contraire, des pesées successives pratiquées dans les mêmes conditions avec l'animal pourvu de son tube accusent quelques différences. J'ajoute qu'en opérant sur un temps assez long, on obtient un résultat très sensiblement égal à celui que donne l'animal nu. L'irrégularité introduite par la présence du tube n'est donc sensible que sur des périodes courtes.

Tous les représentants de la famille des *Serpulidæ* doivent, très probablement, avoir un régime respiratoire semblable à celui du *Spirographis Spallanzanii*. La plupart des tubes qu'ils habitent sont ouverts aux deux extrémités ; ceux qui n'ont qu'une seule ouverture sont perforés latéralement et munis de trous plus ou moins nombreux grâce auxquels des courants liquides actifs peuvent s'établir autour des téguments. Les trous que présente le tube calcaire du *Pomatoceros triqueter* n'ont certainement pas d'autre rôle. Les tubes qui n'ont qu'un seul orifice apparent doivent être le siège de doubles courants ou posséder une perméabilité assez grande.

VI

Relations de l'activité respiratoire des Annélides avec quelques milieux respirables anormaux.

Les Annélides qui habitent les zones profondes, situées notablement au-dessous de la limite des plus basses marées, vivent dans des conditions physico-chimiques de température, de lumière, d'oxygénation et de salure à peu près constantes.

Il en est tout autrement des espèces plus superficielles qui sont exposées, à ce point de vue, à des variations sensibles, quelquefois considérables. Des pluies violentes, une

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

5074-99. — CORBEIL. Imprimerie ED. CRÉTÉ.

77e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE T. XVI. Nos 2 à 6.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

TOME XVI. — Nos 2 à 6

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1902

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en février 1903.

Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. PH. VAN TIEGHEM.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8°, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement annuel à chacune des parties, zoologie ou botanique

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. HÉBERT, et pour la partie paléontologique, par M. A. MILNE-EDWARDS.

TOMES I à XXII (1879 à 1891).

Chaque volume...... .... **15 fr.**

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections :

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies),	30 vol.	*(Rare)*.
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	**250 fr.**
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Chaque partie, 20 vol.	**250 fr.**
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Chaque partie, 20 vol.	**250 fr.**
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	**250 fr.**
SIXIÈME SÉRIE (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	**250 fr.**
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	**250 fr.**
GÉOLOGIE, 22 volumes............................		**330 fr.**

longue évaporation, peuvent modifier localement la salure et on sait avec quelle rapidité meurent les animaux pélagiques à la suite des ondées brusques. Les zones littorales, très élevées, formées de vases ou de sables habités par des Annélides se trouvent dans des conditions tout aussi variables que la surface même de l'eau. J'ai voulu savoir si des changements de salure, en plus ou en moins, et aussi des changements dans l'oxygénation de l'eau, introduisaient quelque perturbation dans le régime respiratoire.

Il existe, d'ailleurs, dans la nature, certaines espèces parfaitement adaptées à l'eau saumâtre et même à l'eau sursalée (marais salants) et il était intéressant de chercher aussi si ces adaptations avaient comme conséquence une modification durable de l'activité respiratoire.

M. G. Ferronnière a rencontré au Croisic des espèces adaptées à l'eau saumâtre ou à l'eau sursalée et ayant subi de ce fait des modifications anatomiques appréciables ; ce sont, du reste, les mêmes animaux qui s'adaptent avec le plus de facilité dans un sens et dans l'autre (*Nereis diversicolor*).

J'ai étudié la question expérimentalement. *A priori*, il était évident que la faculté d'adaptation à des milieux anormaux existerait à peu près exclusivement chez les espèces littorales et, parmi celles-ci, chez les espèces de la zone la plus élevée. C'était par conséquent sur ces seuls animaux que la nouvelle expérimentation, très spéciale, serait praticable et instructive. J'ai opéré sur les quatre espèces suivantes :

Nereis diversicolor,
Eulalia viridis,
Nephthys Hombergii,
Spirographis Spallanzanii,

et je vais exposer les résultats successivement obtenus avec :

1° L'eau saumâtre ;

2° L'eau sursalée.

L'étude de l'eau suroxygénée et de l'eau insuffisamment oxygénée sera exposée au chapitre suivant.

1° *Eau saumâtre.* — La méthode que j'ai suivie est très simple. Après avoir mis en expérience, dans les conditions normales, l'animal à étudier, et mesuré le coefficient respiratoire normal, je retirais une partie de l'eau de mer où il se trouvait et j'introduisais une quantité égale d'eau distillée de manière que le mélange résultant, de même volume, contînt 9 dixièmes d'eau de mer et 1 dixième d'eau douce.

L'opération se faisait sans déboucher le bocal, par simple aspiration et sans déranger l'animal quand il n'habitait pas le sable ; dans le cas contraire, le bocal était agité fortement de manière à rendre le mélange homogène.

Je mesurais, au bout de vingt-quatre ou quarante-huit heures, le nouveau coefficient respiratoire et je continuais ainsi en augmentant chaque fois de 1 dixième la proportion d'eau douce introduite. J'enlevais chaque fois un volume du melange tel qu'en le remplaçant par de l'eau distillée, cette condition fût réalisée.

La densité des mélanges successifs ainsi obtenus était soigneusement prise chaque fois et ramenée à 0°. L'eau douce que j'ai utilisée à Tatihou était de l'eau de pluie. A Alger, c'était de l'eau distillée. L'espèce qui m'a fourni les résultats les plus complets est la *Nereis diversicolor* qui possède une plasticité remarquable et s'adapte très rapidement, en douze jours dans le cas actuel, à l'eau douce pure où elle continue à vivre aussi bien que dans l'eau de mer ordinaire.

Voici, du reste, la série des coefficients respiratoires mesurés en procédant comme je viens de l'indiquer, avec dix-huit animaux placés sur fond de sable, pesant ensemble $3^{gr},93$ ce qui donne $0^{gr},21$ pour le poids moyen d'un animal.

Nereis Diversicolor.

Milieux.	Densité à 0°.	ρ.
Eau de mer normale (Manche)....	1,0251	0,65
9/10 eau de mer, 1/10 eau distillée......	1,0225	0,58
8/10 — 2/10 —	1,0199	0,76
7/10 — 3/10 —	1,0173	0,35
— — — —	1,0173	0,58
6/10 — 4/10 —	1,0147	0,29
5/10 — 5/10 —	1,0122	0,66
4/10 — 6/10 —	1,0100	0,40
3/10 — 7/10 —	1,0073	0,55
2/10 — 8/10 —	1,0046	0,73
1/10 — 9/10 —	1,0019	0,63
Eau distillée..........................	1	0,66

Ces mêmes résultats peuvent être aussi présentés très commodément sous la forme d'un graphique (fig. 8).

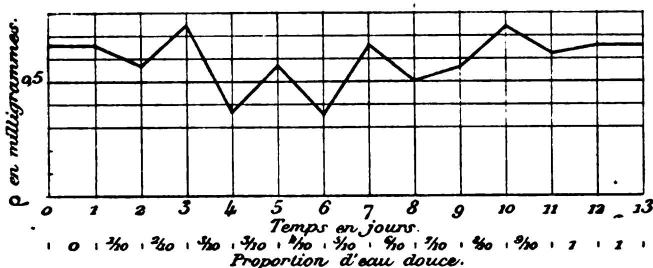


Fig. 8.

Sur le tableau ou sur la courbe, il est très facile de voir que le coefficient respiratoire reprend, dans l'eau douce, la valeur qu'il avait dans l'eau de mer, après être passé par une série de valeurs intermédiaires.

Il est à remarquer qu'après chaque nouvelle addition d'eau douce, la respiration de l'animal éprouve une perturbation qui se traduit le plus souvent par une diminution de son intensité, quelquefois par une sorte de réaction augmentative, peut-être asphyxique.

Ces phénomènes sont dus à la rapidité trop grande avec laquelle les étapes successives étaient franchies. La perturbation nouvelle survenait avant que la précédente fût

éteinte. En insistant un plus long temps sur le même milieu à 3 dixièmes d'eau douce, le coefficient respiratoire remonte aussitôt. D'une manière générale, il remontait après être descendu ou descendait, après une réaction ascensionnelle, et avait, dans tous les cas, une tendance manifeste à se rapprocher de sa valeur normale, qu'elle a atteint pour les mélanges à 3 dixièmes, 5 dixièmes, 9 dixièmes d'eau douce et qu'elle a conservé dans l'eau douce pure. Après l'expérience, j'ai longtemps conservé les animaux dans l'eau douce aérée comme d'habitude. Ils avaient creusé des galeries dans le sable et y vivaient fort bien.

Avec la *Nephthys Hombergii*, l'acclimatation a été moins parfaite et n'a pas pu être poussée jusqu'à l'eau douce. Quand la proportion de 6 dixièmes d'eau douce a été atteinte les animaux ont commencé à sortir partiellement du sable, dans lequel ils vivaient auparavant très bien. A 7 dixièmes l'un d'eux, celui qui possédait la plus grande taille, est tombé dans un état comateux et a été retiré du bocal. A 8 dixièmes les autres souffraient visiblement et l'expérience a été clôturée.

Il est probable qu'avec des transitions ménagées et plus longuement établies, elle eût pu être continuée jusqu'au bout sans dommage pour les animaux.

Ceux-ci, remis brusquement dans l'eau de mer normale, ont tous, sans excepter l'individu de grande taille moins résistant que les autres, récupéré en deux ou trois heures la vivacité de leurs mouvements et repris les apparences de la santé la plus parfaite. Leur coefficient respiratoire, mesuré un, deux, et trois jours après, était normal.

Pendant l'expérience, ils avaient vécu sur fond de sable, leur habitat ordinaire, comme dans le cas des *Nereis diversicolor*. Le bocal était soigneusement agité après chaque addition d'eau douce pour que le liquide baignant le sable fût exactement le même que celui qui se trouvait au-dessus. Il y avait en expérience 10 animaux pesant ensemble $3^{gr},911$ (poids moyen d'un animal : $0^{gr},391$). Les pesées étaient faites

toutes les vingt-quatre heures environ et ont donné les résultats numériques ci-dessous :

Nephthys Hombergii.

Milieux.	Densité à 0°.	ρ.
Eau de mer normale (Manche)	1,0251	1,12
9/10 eau de mer, 1/10 eau douce	1,0225	0,89
8/10 — 2/10 —	1,0199	1
7/10 — 3/10 —	1,0173	0,53
6/10 — 4/10 —	1,0147	0,79
5/10 — 5/10 —	1,0122	0,49
4/10 — 6/10 —	1,0100	1,02
3/10 — 7/10 —	1,0073	0,79
2/10 — 8/10 —	1,0046	0,94

La courbe correspondante (fig. 9) est tout à fait comparable à la précédente. Elle montre aussi très nettement, de

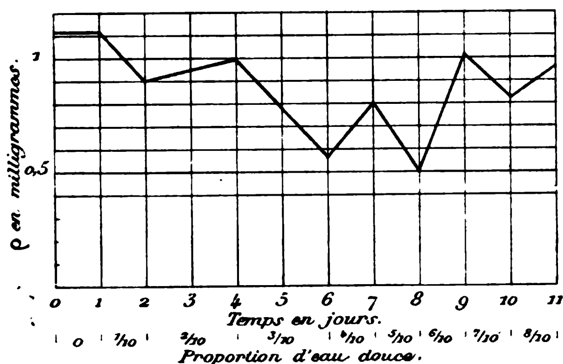


Fig. 9.

la part du coefficient respiratoire, une tendance constante au relèvement vers la valeur normale, au milieu des perturbations successives.

La *Nephthys Hombergii*, comme la *Nereis diversicolor*, avec moins de facilité cependant, est donc capable de s'adapter à la vie en eau saumâtre.

Je n'ai pas pu vérifier si cette adaptation était parfaite et durable. Il aurait fallu, pour cela, prolonger les expériences pendant un temps considérable. Cela est néanmoins

certain pour la *Nereis diversicolor* que l'on rencontre parfaitement et complètement adaptée sur les côtes basses dans les lagunes saumâtres à l'embouchure des rivières. Cela est moins sûr pour la *Nephthys Hombergii*. Cependant, il existe, chez cette dernière espèce, une faculté adaptative réelle qui lui a permis expérimentalement de résister plus de onze jours à des milieux fortement saumâtres. Dans la nature, cette faculté est d'ailleurs expliquée par son habitat. La zone des sables où on la rencontre ordinairement est, en effet, sujette à des changements de la salure. Pendant la saison des pluies, ce sable est périodiquement et abondamment imbibé d'eau douce à mer basse ; l'eau de ruissellement le lave fréquemment, et les animaux qui l'habitent ont dû s'adapter à ces conditions spéciales pour supporter, sans en souffrir, les perturbations momentanées et attendre le retour des conditions habituelles.

La troisième espèce d'Annélides errants dont j'ai essayé de déterminer expérimentalement la plasticité respiratoire adaptative est l'*Eulalia viridis* qui vit à la surface des rochers de la haute zone littorale. A toutes les marées, ces rochers se trouvent découverts et exposés à la pluie et au vent. Cela m'avait fait supposer que cette espèce devait présenter, comme les deux précédentes, une certaine indifférence vis-à-vis des changements de salure. Mais l'expérience n'a pas confirmé cette hypothèse. L'*Eulalia viridis* a manifesté une grande intolérance vis-à-vis de l'eau saumâtre, comme d'ailleurs vis-à-vis de l'eau sursalée.

C'est ainsi que douze animaux, dont le poids moyen était 0,207 et de coefficient respiratoire normal égal à 1,40, ont donné lieu à une réaction immédiate très vive dans l'eau saumâtre à un dixième d'eau douce. Le lendemain l'un d'eux était éclaté, les téguments ouverts en plusieurs points. L'eau était, en outre, colorée en rose, et le coefficient respiratoire, augmenté (1,84), accusait l'existence de fermentations anormales. Le pigment vert jaunâtre des animaux avait été attaqué et partiellement dissous par l'eau saumâtre, puis

avait pris une coloration rose, très probablement par oxydation.

J'ai alors observé plus attentivement les *Eulalia viridis* à marée basse et j'ai pu constater que ces animaux, doués d'une agilité assez grande, ne s'exposent jamais à la pluie ni à l'action directe des vents trop humides; ils se réfugient dans les crevasses couvertes, dans les excavations en retrait et du côté opposé à celui exposé au vent ou mouillé par la pluie.

Parmi les Annélides sédentaires, j'ai étudié à Alger le *Spirographis Spallanzanii* dont les panaches élégants s'étalent souvent à moins de 20 ou 30 centimètres de la surface. A cette faible profondeur, l'animal peut subir l'influence des ondées violentes qui dessalent la surface de l'eau.

Un animal de 14gr,6 dans un bocal contenant 5300 centimètres cubes d'eau de mer a donné les chiffres successifs suivants :

Spirographis Spallanzanii.

Milieux.	Densité à 0°.	ρ.
Eau de mer normale (Méditerranée)......	1,0282	0,080
9/10 — 1/10 d'eau douce.......	1,0256	0,050
8/10 — 2/10 —	1,0230	0,080
7/10 — 3/10 —	1,0204	0,057
6/10 — 4/10 —	1,0178	0,12
5/10 — 5/10 —	1,0152	0,14

Le *Spirographis Spallanzanii* peut donc s'adapter à l'eau saumâtre et y vivre parfaitement jusqu'à la proportion de 5 dixièmes d'eau douce. La courbe représentative (fig. 10) montre que le coefficient respiratoire varie peu et qu'il tend à revenir au chiffre normal. A partir de la proportion de 5 dixièmes d'eau douce, il y a une tendance ascensionnelle due vraisemblablement à un commencement d'asphyxie. A ce moment, d'ailleurs, l'animal s'est autotomisé et a détaché son panache préhensile.

L'autotomie, chez les Annélides, est très fréquente et est utilisée par eux chaque fois qu'ils se trouvent dans de mauvaises conditions d'existence. La partie ainsi sacrifiée

meurt en général, mais cela permet au tronçon céphalique, débarrassé d'une partie dont il n'a plus à assurer la nutrition, de continuer à vivre plus longtemps. Le fragment du

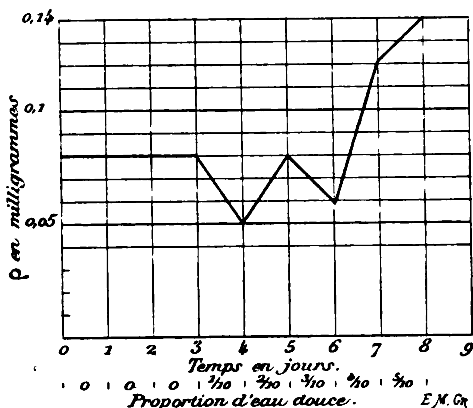


Fig. 10.

corps dont l'animal se débarrasse, ainsi que d'un inutile parasite, est, en général, un fragment caudal plus ou moins long; c'est, dans tous les cas, le fragment le moins utile, celui dont la privation atteindra le moins la vitalité générale.

Dans le cas actuel, c'est le panache céphalique qui est sacrifié de préférence et ceci est une confirmation indirecte de son inutilité respiratoire que j'ai déjà établie expérimentalement. La respiration est, en effet, la fonction la plus impérieusement nécessaire à la continuation de la vie en général. Si le *Spirographis Spallanzanii* avait possédé, dans son appendice céphalique, un organe respiratoire important, son absence, au lieu de lui permettre de résister plus facilement et plus longuement à des conditions momentanément mauvaises, aurait, au contraire, gravement et immédiatement compromis sa vitalité.

Le fait n'est, d'ailleurs, pas isolé parmi les *Sabellidæ* et je me bornerai à citer l'exemple du *Dasychone bombyx*, observé par M. Malard à Tatihou, qui, au moindre choc, à la

moindre alarme, rejette violemment ses deux appendices préhenseurs.

Au contraire, même dans les plus mauvaises conditions d'existence, je n'ai jamais vu l'autotomie des branchies se produire chez les espèces à branchies vraies comme l'*Amphitrite Edwardsii.*

De ce qui précède, il ressort donc nettement que certaines espèces, exposées par leur habitat à des diminutions plus ou moins brusques de la salure, s'adaptent assez rapidement à ces nouvelles conditions d'existence et que leur régime respiratoire revient à son équilibre primitif après quelques oscillations peu étendues.

Il est à supposer que ce qui est vrai pour des diminutions de la salure est vrai encore pour des concentrations de l'eau de mer dans les mêmes limites, et c'est ce second cas que je vais examiner maintenant.

2° *Eau sursalée.* — J'ai composé, parallèlement à la série des milieux saumâtres, une série de milieux sursalés correspondant à une évaporation de 1/10, 2/10, 3/10, etc., du volume primitif de l'eau de mer. J'opérais comme dans le cas précédent avec le même volume liquide et j'introduisais chaque fois un poids de sels de mer préalablement calculé de manière que la teneur totale en sels du liquide obtenu correspondît exactement à celle d'une eau de mer concentrée de 1/10. L'opération était faite sans déboucher le bocal. Les sels à introduire étaient dissous dans un peu de liquide aspiré du bocal et le tout était réintroduit par le même moyen.

Les sels employés étaient obtenus à Alger par évaporation directe de l'eau de mer. A Tatihou, je me suis servi d'un mélange artificiel convenablement préparé. Dans ce dernier cas, j'ai commencé par vérifier que l'eau de mer artificielle, fabriquée avec ce mélange, n'était point toxique pour mes animaux et n'introduisait dans leur respiration aucune perturbation notable.

J'ai expérimenté ainsi sur les mêmes animaux que précé-

demment. J'ai supposé, en effet, que la plasticité adaptative pourrait s'exercer chez eux dans un sens comme dans l'autre. L'expérience a vérifié cette prévision, mais, d'une façon générale, l'adaptation dans l'eau sursalée a été moins parfaite que dans l'eau saumâtre.

Il faut, sans doute, chercher la raison de ce phénomène dans la rareté relative des milieux sursalés dans la nature et dans l'extrême pauvreté de leur faune. Les marais salants, qui sont le type des eaux sursalées, ne renferment que quelques espèces particulièrement résistantes et tolérantes comme la *Nereis diversicolor* que M. Ferronnière y a rencontrée avec quelques légers changements morphologiques. Il n'y existe plus guère d'autres Annélides. L'adaptation de la *Nereis diversicolor* a dû être, du reste, très longue et très lente.

Aucune des autres espèces de la zone littorale élevée ne se trouve exposée à des augmentations brusques de salure comparables aux diminutions subites survenant à la suite des pluies violentes. Vis-à-vis de la nécessité de vivre en eau plus ou moins saumâtre, ces animaux possèdent une plasticité qu'ils peuvent mettre immédiatement en jeu, dès que cette nécessité se présente, et l'expérience a mis parfaitement cette propriété en évidence.

Mais la nécessité de vivre en eau sursalée ne se présente jamais inopinément pour eux dans la nature et, de ce côté, leur élasticité organique n'est pas exercée. Pour la manifester expérimentalement dans ce sens, il aurait fallu des périodes de temps considérables et des transitions très nombreuses dans la succession des milieux nouveaux.

Aussi, dans une série rapide de milieux sursalés, semblable à la série des milieux saumâtres, il faut s'attendre à trouver les animaux un peu rétifs et intolérants en dehors de la *Nereis diversicolor*.

Leur plasticité adaptative se manifeste cependant, mais elle est plus lente, moins complète et cesse rapidement quand la salure atteint de trop fortes proportions.

Avec dix-huit *Nereis diversicolor* pesant ensemble 4gr,12 (poids moyen d'un animal : 0gr,22) et placées sur un fond de sable avec 1 500 centimètres cubes d'eau de mer, j'ai obtenu les résultats suivants :

Nereis diversicolor.

Milieux.	Densité à 0°.	ρ.
Eau de mer normale (Manche).........	1,0251	0,70
— concentrée de 1/10........	1,0277	0,55
— — de 2/10........	1,0307	0,51
— — de 3/10........	1,0325	0,70
— — de 4/10........	1,0394	1,06
— — de 5/10........	1,0456	0,96
— — de 6/10........	1,0563	0,68

Les pesées étaient faites toutes les vingt-quatre ou vingt-cinq heures et les diverses étapes se trouvaient par conséquent à peu près également espacées. La courbe correspondante (fig. 11) montre l'existence, chez cette espèce, d'une accoutumance assez rapide à l'eau sursalée, jusqu'à la concentration correspondant à une réduction des 6/10 de l'eau de mer ordinaire.

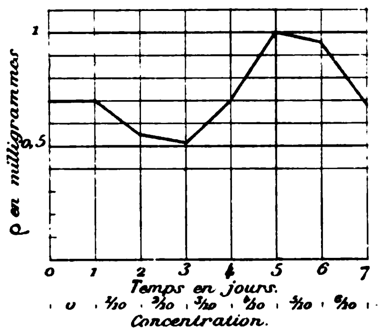


Fig. 11.

Le coefficient respiratoire normal se retrouve pour des concentrations de 3/10 et 6/10 et la courbe oscille légèrement de part et d'autre de cette valeur normale.

Pour des salures plus fortes, les animaux en expérience ont manifesté un malaise évident. Ils sortaient partiellement du sable et leur mobilité était très diminuée. A chaque nouvelle introduction de sels, le sable était agité comme dans le cas de l'eau saumâtre.

Il est possible, il est même probable que si, à partir du moment où une certaine intolérance a commencé à se manifester, j'avais pu insister longtemps sur l'eau d'une certaine

concentration avant de passer à une concentration légèrement plus élevée, je serais arrivé à reculer les limites de cette intolérance et à obtenir une adaptation plus complète.

Avec la *Nephthys Hombergii*, expérimentée dans les mêmes conditions, l'intolérance a commencé à se montrer pour une concentration de 3/10. Elle n'a fait que croître pour les additions de sels successives et j'ai dû interrompre l'expérience après avoir atteint la concentration de 5/10. A chaque nouvelle introduction de sels, les animaux s'agitaient vivement puis tombaient dans une immobilité complète. Deux ou trois ont, à la fin, dévaginé leur trompe et le coefficient respiratoire est devenu nettement asphyxique, sans tendance à revenir au chiffre normal.

Sept animaux pesant ensemble 6gr,59 (poids moyen d'un animal : 0gr,94) ont donné successivement les chiffres suivants :

Nephthys Hombergii.

Milieux.	Densité à 0°.	ρ.
Eau de mer normale (Manche)........	1,0251	0,98
— concentrée à 1/10........	1,0277	0,94
— — à 2/10........	1,0307	1,01
— — à 3/10........	1,0325	1,07
— — à 4/10........	1,0395	1,22
— — à 5/10........	1,0456	1,35

Il y a là une tendance continue à l'asphyxie qui est tout aussi apparente dans la courbe représentative correspondante (fig. 12).

La *Nephthys Hombergii* s'adapte donc difficilement à la vie en eau sursalée. Sa respiration, tout au moins, n'y conserve point ses allures normales. Peut-être, des transitions plus ménagées et une expérimentation plus longuement suivie auraient pu, ici encore, donner des résultats positifs plus satisfaisants. Il est certain, dans tous les cas, que l'adaptation respiratoire, si elle se fut produite, aurait été fort longue à s'établir.

Le *Spirographis Spallanzanii* n'a pas donné lieu non plus à une accoutumance bien sensible.

Un animal de 4gr,8 et ayant 0,22 pour coefficient respiratoire normal, placé dans de l'eau de mer concentrée de 1/10 (densité 1,0308) n'a plus dégagé que 0,12 d'anhydride carbonique par gramme-heure et n'a jamais pu remonter à son taux respiratoire normal. Il était assez vigoureux au début et réagissait très bien au choc. A partir d'une concentration de 3/10 il a cessé de réagir et n'a presque plus respiré.

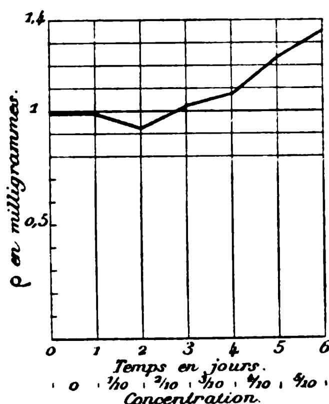


Fig. 12.

La respiration des Annélides est donc nettement influencée par les changements de salure de l'eau. Les espèces littorales pour les mers à marées, les espèces vivant près de la surface pour la Méditerranée, sont seules exposées à des variations naturelles et plus ou moins brusques de la composition de l'eau.

La diminution de la salure par l'action des pluies, des eaux de ruissellement, des rivières, etc., est la perturbation la plus fréquente que ces animaux aient à supporter; c'est aussi celle vis-à-vis de laquelle ils résistent le mieux et à laquelle ils s'adaptent le plus rapidement. Ces variations, reproduites expérimentalement, ont montré que, pour ces espèces littorales ou de surface, le coefficient respiratoire subit un certain nombre d'oscillations autour de sa valeur normale, mais qu'il y revient au bout d'un temps assez court. Ce phénomène s'observe nettement jusqu'à une salure minima, variable avec la tolérance particulière de chaque espèce, et qui peut aller jusqu'à l'eau douce pure pour la *Nereis diversicolor*.

L'*Eulalia viridis* représente cependant une exception à cette règle.

L'augmentation de la salure s'observe plus rarement, surtout d'une manière brusque, et les perturbations dans ce

sens compromettent plus gravement que les précédentes la vitalité des mêmes espèces. Expérimentalement, il n'y a guère d'adaptation possible que pour la *Nereis diversicolor*. Les autres s'adapteraient peut-être à de légères augmentations de la salure, mais au bout d'un temps fort long et en passant par des transitions nombreuses. En dehors de ces conditions, l'asphyxie survient rapidement.

Il est, du reste, à remarquer à ce point de vue que l'eau de la Méditerranée représente par rapport à l'eau de la Manche une eau de mer concentrée de près de 2/10. L'augmentation de salure correspondante dépasse donc la limite de tolérance expérimentale du *Spirographis Spallanzanii*.

Cependant, cette espèce existe à la fois sur les côtes de la Manche et dans la Méditerranée. Cela revient à dire que le *Spirographis* de Cherbourg, transporté *brusquement* dans la Méditerranée y respirerait ou peu ou point. C'est que le temps est un facteur extrêmement important, auquel on ne peut pas laisser la place qu'il faudrait, dans la reproduction expérimentale des phénomènes biologiques. Quoi qu'il en soit, les résultats trouvés ici sont des résultats approchés par défaut; les limites d'adaptation respiratoire observées sont des limites plutôt inférieures, qui se trouvent manifestement dépassées dans la nature.

VII

Phénomènes asphyxiques.

Les phénomènes respiratoires ont été assimilés pendant longtemps à de simples combustions ou oxydations siégeant dans l'intimité des tissus. L'oxygène, véhiculé par le sang, passait osmotiquement à travers la paroi des capillaires, atteignait les divers protoplasmes cellulaires, les pénétrait à l'état de dissolution et les oxydait en donnant naissance directement aux composés variés que l'organisme élimine

ensuite : urée, sels minéraux, eau, anhydride carbonique, etc. L'anhydride carbonique produit se diffusait à l'état dissous en sens inverse de la diffusion de l'oxygène ; il était appelé, en quelque sorte, par une diminution de tension propre, depuis son lieu de production jusqu'à l'air libre à travers la paroi des capillaires et le sang.

C'étaient, là, la continuation et le développement des idées de Lavoisier. Mais des expériences montrèrent que des substances éminemment oxydables comme l'acide pyrogallique, le phosphore, traversaient l'organisme sans avoir été oxydées. Les propriétés oxydantes du sang rouge retiré de l'organisme étaient d'ailleurs assez faibles.

Schmiedeberg montra que l'alcool benzylique et l'aldéhyde salicylique ne sont pas oxydés par le sang extrait des vaisseaux, mais sont, au contraire, totalement oxydés dans le sang auquel on fait traverser les vaisseaux d'un organe séparé du corps. L'action oxydante du sang paraissait donc subordonnée à une action propre des tissus.

Cette action particulière n'est pas, du reste, liée à la vie ou à l'intégrité des éléments anatomiques. L'extrait aqueux des tissus, même après coagulation par l'alcool, possède encore le pouvoir oxydant vis-à-vis de l'alcool benzylique et de l'aldéhyde salicylique, tandis que ce pouvoir est absolument détruit par l'ébullition.

On reconnaît là l'allure caractéristique de l'activité des ferments solubles. Les tissus sécrètent des ferments dont l'activité chimique s'interpose entre l'oxyhémoglobine et les protoplasmes pour donner naissance à une foule de composés intermédiaires instables, lesquels aboutissent finalement à la production des excrétions d'oxydation.

Les phénomènes intimes de la respiration doivent donc être assimilés, non pas à une oxydation directe, impossible à provoquer en dehors de l'organisme, mais à une véritable fermentation, parfaitement réalisable indépendamment de lui.

Ces notions étaient indispensables à rappeler pour définir l'asphyxie et aborder son étude chez les Annélides.

L'asphyxie, d'une manière tout à fait générale, sera toute perturbation d'une certaine durée dans les fermentations respiratoires. Dans le cas d'une durée relativement courte, l'asphyxie sera temporaire; dans le cas d'une durée indéfinie, elle sera permanente et aboutira à la mort.

En dehors des milieux toxiques ou irrespirables, l'asphyxie peut être provoquée, sur des animaux sains :

1° *Par la privation complète du milieu respirable ;*

2° *Par des altérations profondes de ce même milieu.*

Le milieu respirable des Annélides étant l'eau de mer, les diverses altérations qui peuvent l'atteindre portent sur les substances salines ou sur les gaz qu'elle tient normalement en dissolution et se répartissent naturellement dans les quatre catégories suivantes :

Suppression ou diminution de la salure ;

Exagération de la salure;

Accumulation de l'anhydride carbonique ;

Absence ou insuffisance de l'oxygène.

Le type asphyxique le plus complet et le plus parfait est évidemment fourni par la privation totale du milieu respirable. C'est celui auquel il faudra rapporter et comparer tous les autres types de l'asphyxie partielle.

Pour le réaliser expérimentalement j'ai placé un animal à sec dans le bocal de mon appareil habituel et j'ai suivi les variations de son coefficient respiratoire jusqu'à la mort définitive. J'ai choisi pour cela une espèce possédant des branchies bien développées et un système circulatoire contenant des hématies. L'*Amphitrite Edwardsii* remplissait parfaitement ces conditions.

Un exemplaire très vigoureux, déjà enfermé dans un nouveau tube de sable agglutiné, pesant 13^{gr},07, fut placé sur fond de sable et dans l'eau de mer ordinaire. Au bout de vingt-quatre heures et après avoir mesuré son coefficient respiratoire, j'ai siphoné l'eau sans déranger l'animal. Celui-ci s'est trouvé à sec sur le sable humide. Pendant les vingt heures suivantes le coefficient respiratoire s'est

maintenu constant (0,05). Après une nouvelle période de vingt heures, il avait baissé beaucoup (0,01) et dix-neuf heures après il avait exagérément augmenté (0,35). A ce moment, l'animal était à peu près mort, il ne réagissait plus et il s'était produit des extravasations du sang et du liquide cœlomique qui avaient imprégné le sable autour de lui.

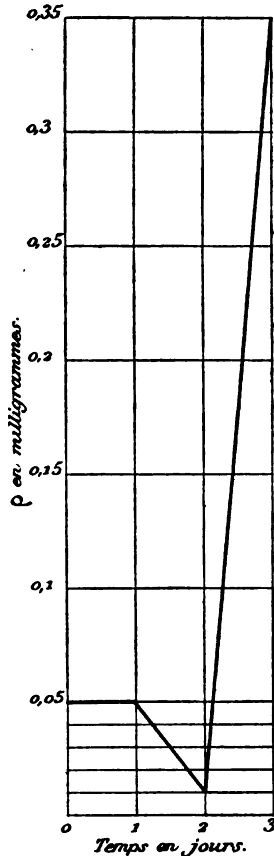


Fig. 13.

La courbe représentative de ces résultats est extrêmement intéressante (fig. 13). Elle montre d'abord que l'animal, pendant un certain temps, arrive à alimenter sa respiration par l'intermédiaire de la faible quantité d'eau mouillant sa propre surface, le sable ambiant et le tube de nouvelle formation. Dans une seconde période, les échanges respiratoires se ralentissent de plus en plus. Dans une troisième phase, surviennent des fermentations anormales et des phénomènes chimiques se produisant soit dans le sang, soit dans les tissus.

La même suite de phénomènes, ou des phénomènes très semblables, se rencontrent chez tous les animaux aquatiques et aériens où l'asphyxie a été étudiée.

Bien mieux, ces phénomènes se produisent, en dehors des animaux, dans l'asphyxie des végétaux. C'est ainsi qu'une racine de betterave, par exemple, placée dans une atmosphère confinée, respire d'abord normalement jusqu'à ce que l'oxygène qui y est contenu soit à peu près consommé. A ce moment, l'asphyxie intervient et des réactions chimiques anormales se manifestent; dans l'exemple cité,

c'est la fermentation des réserves sucrées donnant lieu à un nouveau dégagement d'anhydride carbonique. MM. Bonnier et Mangin ont montré l'existence de phénomènes identiques dans la respiration des champignons. Chez ces végétaux, les fermentations asphyxiques dégagent une certaine quantité d'hydrogène.

On peut donc considérer le type asphyxique représenté par la figure 13 comme un type très général d'asphyxie. Il constitue la règle ordinaire, et les Annélides paraissent s'y conformer parfaitement. Chez eux, l'asphyxie paraît s'accompagner d'une légère production d'hydrogène phosphoré, facilement reconnaissable à son odeur.

On vient de voir, dans le précédent chapitre, comment les changements de salure influençaient la respiration des Annélides. Dans l'eau saumâtre, un certain nombre d'espèces littorales s'adaptent plus ou moins rapidement et finissent par y respirer assez bien. Dans l'eau sursalée, au contraire, à part la *Nereis diversicolor*, toutes les espèces asphyxient rapidement dès que la concentration correspond à une réduction de 3/10 du volume primitif. Cette asphyxie se produit, du reste, d'après un processus semblable à celui qui vient d'être indiqué. Sur la courbe de la figure 12, relative à la *Nephthys Hombergii*, on retrouvera le léger abaissement initial, suivi de l'ascension terminale du coefficient respiratoire. Mais ces manifestations ont été déjà passées en revue et je n'y reviendrai pas.

Il me reste maintenant à examiner l'action des deux autres causes d'asphyxie : l'accumulation de l'anhydride carbonique et la privation plus ou moins complète de l'oxygène.

La proportion d'anhydride carbonique faiblement combiné normalement dans l'eau de mer à l'état de bicarbonates est relativement peu considérable (24 centimètres cubes environ par litre). La quantité de ce même composé produite par la respiration normale d'un Annélide dans un volume liquide donné est également faible.

Cet anhydride carbonique qui, dans les conditions normales, c'est-à-dire à dose très faible, n'est pas toxique pour l'animal, peut-il le devenir à doses élevées?

Pour le vérifier, j'ai placé un groupe de Spirographis dans un bocal convenable plein d'eau de mer et j'ai établi le débit d'air nécessaire à leur respiration normale ; j'ai fait arriver, en même temps, dans l'eau de mer, un courant d'anhydride carbonique pur de manière que, dans le volume gazeux total traversant l'eau, l'aération primitive fût respectée. L'eau s'est chargée d'une quantité d'anhydride carbonique voisine de la saturation, pour la température et la pression de l'expérience qui a duré soixante-dix heures. Les animaux ont vécu aussi parfaitement que dans les conditions habituelles et n'ont pas montré la plus légère perturbation.

J'ai recommencé cette expérience en faisant barbotter un courant de CO^2 pur, à travers de l'eau oxygénée alcalinisée où ce gaz se chargeait d'oxygène en quantité plus que suffisante pour assurer la respiration des animaux. Le mélange gazeux ainsi obtenu traversait l'eau de mer à une vitesse convenable et jamais les animaux, même entassés intentionnellement dans une masse liquide restreinte, n'ont manifesté le moindre malaise.

L'anhydride carbonique n'est donc point toxique pour les Annélides. A la dose maxima qu'il soit possible de leur appliquer, c'est-à-dire presque à saturation de l'eau de mer, ces animaux vivent aussi bien que dans l'eau ordinaire, si les autres conditions de salure et d'oxygénation restent normales.

Ceci va me permettre d'établir immédiatement la cause de l'asphyxie en atmosphère liquide confinée.

Dans un bocal, fermé, exactement rempli d'eau de mer ordinaire, sans contact avec l'air, la durée de la résistance des Annélides à l'asphyxie varie avec le volume du liquide et aussi avec les espèces, mais elle ne dépasse pas dans la grande majorité des cas trente-six à quarante-huit heures, surtout pour les Sédentaires. Au bout de ce temps, l'eau

du bocal, analysée, contient une proportion d'anhydride carbonique à peine plus élevée que la proportion ordinaire, et, dans tous les cas, très éloignée de celle qui aurait été nécessaire pour saturer le liquide en expérience. Au contraire, l'oxygène a presque complètement disparu.

Ces faits sont parfaitement concluants. Pour une salure constante et normale, l'accumulation de l'anhydride carbonique n'intervient pas comme cause perturbatrice de la respiration des Annélides, et la privation d'oxygène est l'unique facteur asphyxique.

L'absence de nocivité de l'anhydride carbonique vis-à-vis des Annélides n'a rien qui puisse surprendre. Ces animaux habitent, en effet, fréquemment des vases en perpétuelle fermentation organique, dégageant abondamment de l'anhydride carbonique, des sulfhydrates alcalins, des carbures d'hydrogène, etc. La présence de tous ces composés est parfaitement tolérée et la riche faune annélidienne de Saint-Vaast-la-Hougue est surtout cantonnée dans les vases à Zostères, noires et odorant mal, où se rencontrent côte à côte les types les plus variés d'Errants et de Sédentaires.

J'ai essayé d'étudier aussi, dans des expériences précises, non plus l'asphyxie brutale et totale, mais seulement la gêne asphyxique; non plus les effets de la privation complète d'oxygène, mais ceux d'une oxygénation insuffisante.

Un type d'Annélide Errant, la *Nephthys Hombergii* et un type de Sédentaire le *Spirographis Spallanzanii*, ont été expérimentés à ce point de vue.

J'ai mis quatre *Nephthys*, pesant ensemble 5^{gr},7, sur fond de sable dans le bocal ordinaire avec le débit gazeux normal. Il passait dans ces conditions 2 900 centimètres cubes d'air, par heure, à travers l'eau de mer. Le coefficient respiratoire, mesuré, donne 0,58. En réduisant le débit gazeux à 500 centimètres cubes d'air seulement par heure, il tombe à 0,39. Il y a évidemment asphyxie relative et ceci correspond à

la période de début de l'asphyxie complète (fig. 13).

On pourra objecter ici que l'abaissement du coefficient respiratoire est dû non seulement à la diminution dans l'apport d'oxygène mais encore à l'entraînement mécanique insuffisant de l'anhydride carbonique produit. Celui-ci, on l'a vu, n'est pas toxique, mais j'ai voulu le montrer ici encore. J'ai alors installé sur le tube d'arrivée de l'air un barbotteur à eau oxygénée qui, en solution alcaline, est instable et abandonne peu à peu son oxygène. Le débit demeurant toujours à 500 centimètres cubes par heure, la proportion d'oxygène fournie devenait plus considérable tandis que l'entraînement mécanique de l'anhydride carbonique demeurait le même. Dans ces nouvelles conditions, le coefficient respiratoire remontait immédiatement, à la pesée suivante, à 0,56, sa valeur primitive.

Le *Spirographis Spallanzanii* m'a donné des résultats absolument semblables. Un animal de 6 grammes, avec une aération de 1 595 centimètres cubes par heure, accuse un coefficient respiratoire normal de 0,09. L'aération tombant à 288 centimètres cubes, le coefficient respiratoire n'est plus que 0,07. Avec ce dernier débit gazeux et l'adjonction d'un barbotteur à eau oxygénée, ρ remonte à $0^{mgr},10$ et s'y maintient pendant plusieurs périodes de vingt-quatre heures, jusqu'à l'épuisement du volume d'eau oxygénée employé (100 centimètres cubes). A la fin de l'expérience, l'eau oxygénée qui contenait au début douze fois son volume d'oxygène, n'en contenait plus que deux volumes. L'animal était d'ailleurs très vigoureux et aurait continué à vivre indéfiniment. Il semble même, dans le cas actuel, que l'oxygénation introduite ait été supérieure à l'oxygénation normale par l'air ordinaire et que la respiration de l'animal en ait été suractivée.

Dans l'asphyxie partielle, comme dans l'asphyxie complète, la quantité d'oxygène, contenue dans l'eau à l'état de dissolution, intervient seule. Dans une eau de mer normale où les conditions de température, de pression et de salure

seront maintenues constantes, *l'asphyxie des Annélides est uniquement fonction de la quantité d'oxygène dont ils disposent.*

Dans l'étude de l'asphyxie partielle chez le *Spirographis Spallanzanii* j'ai trouvé un phénomène qu'il me paraît intéressant de signaler. Au lieu de diminuer brusquement et considérablement l'aération, comme dans les expériences précédentes, si on la diminue par échelons successifs, on obtient les résultats suivants :

Pour une valeur donnée du débit gazeux, inférieur au débit nécessaire, le coefficient respiratoire, après avoir acquis une certaine valeur correspondante, un peu inférieure à la normale, se maintient constamment à cette valeur tant que le débit n'est pas modifié. Pour un nouvel affaiblissement de ce débit, ρ prend une nouvelle valeur un peu plus faible et demeure constant tant que l'aération n'est pas changée. Les choses continuent ainsi jusqu'à un débit minimum pour lequel ρ ne se maintient plus constant. Il continue alors à baisser beaucoup et l'asphyxie s'accuse bientôt complète par l'ascension brusque et indéfinie du coefficient respiratoire.

Cette respiration variable, cette *asphyxie par échelons* est surtout très marquée chez les *Spirographis* de petite taille dont le coefficient respiratoire est relativement élevé et présente, entre deux étapes consécutives, des différences plus apparentes. Je n'ai pas eu le temps de vérifier, chez d'autres espèces, l'existence de phénomènes semblables.

Il est probable cependant que ce fait n'est pas isolé parmi les Annélides. Il montre, en tout cas, que le *Spirographis Spallanzanii* s'adapte parfaitement à une asphyxie partielle, qu'il peut supporter sans inconvénient pendant longtemps. Il s'accommode fort bien d'une oxygénation insuffisante. Sa respiration en est simplement ralentie, diminuée d'intensité, et les limites entre lesquelles peut se faire cette adaptation sont très étendues. Au-dessous de ces limites, l'asphyxie complète, avec sa marche ordinaire, se produit.

Ainsi qu'on le voit, il est de la plus haute importance, dans l'étude de la respiration normale des Annélides, d'éliminer la possibilité de ces phénomènes asphyxiques qui peuvent influencer fâcheusement les résultats et les dénaturer plus ou moins. Dès le début de ce travail, j'ai été arrêté par cette difficulté. Ma méthode a été faite patiemment, modifiée et longuement contrôlée sur le *Spirographis* que je pouvais avoir tous les jours en abondance. J'ai été amené ainsi à chercher, pour un volume d'eau de mer donné, une limite supérieure de l'aération, au-dessus de laquelle le coefficient respiratoire fut indéfiniment constant. Cette limite, que j'ai toujours déterminée préalablement, chez toutes les autres espèces, s'est montrée variable suivant la taille de celles-ci ; elle n'a jamais été toutefois incompatible avec l'absorption chimique complète de l'anhydride carbonique dans les barbotteurs.

*
* *

Je ne veux pas clôturer ce chapitre sans dire un mot d'un phénomène dont je me propose de vérifier l'existence chez les Annélides et qui est en relation assez étroite avec une forme particulière de l'asphyxie. Je veux parler du phénomène signalé par Giard et désigné par lui sous le nom de *calcification hibernale*.

Récemment, Bohn en a montré, chez les Crustacés, un cas particulier fort intéressant. Aux approches de la mauvaise saison, vers la fin d'octobre, les Crabes dégagent peu d'anhydride carbonique et leur activité respiratoire baisse. En même temps, ils en absorbent une certaine quantité qu'ils empruntent à l'eau de mer et qu'ils utilisent pour fabriquer le carbonate de calcium de leur carapace calcaire ; cette dernière quantité peut même être supérieure, en valeur absolue, à la quantité que dégage leur respiration. Celle-ci semble alors, à côté d'une certaine absorption d'oxygène, produire aussi une absorption ou, si l'on veut, un dégagement négatif d'anhydride carbonique.

Ce phénomène n'avait pas été analysé expérimentalement, mais on peut rapprocher de lui un fait bien connu des éleveurs d'écrevisses. Ces derniers savent, en effet, que les écrevisses ne prospèrent que dans des eaux fortement calcaires, surtout à l'automne, et mettent, à cette saison, des blocs de calcaire tendre et de marnes calcaires dans les canaux d'élevage.

Quoi qu'il en soit, Bohn lui donne comme point de départ une sorte d'asphyxie interne, une sorte d'accumulation, de rétention de l'anhydride carbonique dans le sang et les tissus. Je me suis demandé si les Annélides tubicoles qui sécrètent un tube calcaire ne présentaient point de phénomènes analogues; il serait intéressant de savoir :

1° Si la fabrication de leur tube calcaire est continue ou si elle est plus particulièrement active à certaines saisons.

2° Si, dans l'un et l'autre cas, cette sécrétion calcaire ne détermine pas la production d'échanges gazeux particuliers entre l'animal et l'eau de mer, échanges pouvant se superposer à ceux de la respiration normale et modifier plus ou moins l'allure de celle-ci.

La calcification hibernale paraît être un phénomène assez général, et il est très possible que les Annélides à tube calcaire en offrent un nouvel exemple.

VIII

Coup d'œil d'ensemble sur la respiration des Annélides.

Avant d'aller plus loin, il m'a paru utile de réunir dans un chapitre spécial, sous une forme aussi concise et aussi claire que possible, les principaux résultats établis au cours de cette seconde partie. Ce rappel rapide permettra de suivre avec plus de facilité les comparaisons de la Troisième Partie à laquelle il servira d'introduction.

Tous les résultats que j'ai obtenus sont tirés, en dehors

d'un certain nombre d'expériences qualitatives, de mesures respiratoires quantitatives directes, effectuées sur un grand nombre de types d'Annélides Polychètes, dans des conditions physiques et biologiques parfaitement déterminées.

Le facteur respiratoire le plus général et le plus important est représenté par les dimensions du corps, la taille des animaux. Les variations, que ce facteur introduit dans la respiration des diverses espèces, sont considérables et peuvent être d'un ordre plus grand que les variations observées, à taille égale, chez des espèces d'organisation très différente. Il y a, pour ainsi dire, autant de coefficients respiratoires que d'individus, même de la même espèce ; et il est absolument impossible de tirer aucun enseignement de la comparaison des coefficients mesurés, si ce facteur capital n'est pas préalablement éliminé, c'est-à-dire si on ne compare pas les divers animaux à égalité de poids. On peut admettre, d'ailleurs, que l'égalité de poids, pour deux individus distincts, représente sensiblement l'égalité de taille, c'est-à-dire de dimensions et de surface, les Annélides étant des animaux de forme semblable, d'une manière très générale.

Le facteur qui apparaît ensuite comme jouant un rôle prépondérant dans la respiration de ces animaux, est la présence d'hématies dans le sang ou dans le cœlome. Ces hématies contiennent de l'hémoglobine ou de la chlorocruorine, substances protoplasmiques avides d'oxygène qu'elles retiennent à l'état de combinaison instable. Elles augmentent l'oxydabilité des liquides nourriciers et concourent puissamment à activer les échanges gazeux respiratoires. L'expérience montre en effet :

1° Que le maximum d'activité respiratoire se trouve réalisé chez les animaux contenant des hématies à la fois dans le sang et dans le liquide de la cavité générale (*Terebella lapidaria*).

2° Que les animaux n'ayant point d'appareil circulatoire différencié, mais possédant des hématies dans le liquide cavitaire, ont une activité respiratoire comparable à celle

des espèces ayant un appareil circulatoire, contenant du sang coloré (*Glyceridæ*).

3° Que l'intensité respiratoire minima se manifeste indifféremment chez les formes à sang incolore ou n'ayant que du liquide cœlomique incolore. La capacité d'absorption du sang ou du liquide cavitaire vis-à-vis de l'oxygène, est, dans ce cas, très inférieure à celle que possèdent ces mêmes liquides dans lesquels existent des hématies, et le sang incolore, physiologiquement, n'est pas du sang (*Aphroditidæ*, *Phyllodocidæ*).

La plupart des organes, désignés sous le nom de branchies, n'ont point de rôle respiratoire particulier, aussi bien chez les espèces à sang coloré que chez celles à sang incolore. Ce sont tantôt de simples diverticules cutanés augmentant simplement la surface respiratoire des téguments, sans aucune spécialisation de la fonction (*Sigalionidæ*, *Nephthydæ*) ; tantôt des organes différenciés pour l'accomplissement d'autres fonctions, comme la préhension et le tact (*Cirratulidæ*, *Serpulidæ*). Les vaisseaux qu'on y rencontre sont des vaisseaux nourriciers et les cils qui s'y trouvent aussi parfois sont en relation avec la préhension des légers corpuscules organiques en suspension dans l'eau.

La respiration tégumentaire est la respiration typique, fondamentale, des Annélides, commune à toutes les espèces sans exception. Il existe cependant, chez quelques types supérieurs, d'ailleurs peu nombreux, des branchies ayant un rôle respiratoire notable, supérieur à celui de la peau (*Eunicidæ*, *Arenicolidæ*, *Terebellidæ*). Ces cas sont l'exception. En règle générale, on peut dire que les Annélides n'ont pas d'organes respiratoires proprement dits.

L'existence absolument constante, presque exclusive, de la respiration cutanée, permet de se rendre compte de l'influence capitale et générale de la taille, c'est-à-dire de la surface totale du corps sur l'activité respiratoire de toutes les espèces du groupe.

Tels sont les facteurs principaux de la respiration chez les

Vers annelés Polychètes. Il en est d'autres, moins importants, qui peuvent exercer leur action soit d'une façon intermittente, soit d'une façon continue.

Parmi les premiers, je rappellerai l'influence de la maturité sexuelle avec ou sans métamorphoses, qui, chez tous les cas étudiés, a provoqué un accroissement sensible de l'intensité respiratoire. La *Nereis irrorata*, au moment de sa métamorphose, présente des échanges respiratoires augmentés du tiers de leur valeur ordinaire.

Parmi les seconds, se placent l'action de l'habitat et du genre de vie en général et, plus spécialement, l'influence des marées chez les espèces littorales et le rôle du tube chez les Sédentaires.

Le régime respiratoire à marée basse, bien que peu différent du régime ordinaire, offre cependant une tendance nette à l'accélération. Cette accélération est due, très probablement, à l'existence d'une respiration aérienne directe fonctionnant temporairement, à chaque marée basse.

L'existence du tube nécessite, chez les Sédentaires, un renouvellement incessant de l'atmosphère liquide qu'il renferme. Ce renouvellement est assuré par des mouvements de piston aspirant et foulant, exécutés par l'animal. Il est assuré, en outre, par la perméabilité des tubes creusés dans le sable, pour les espèces qui y habitent, par le mouvement des cils du sillon copragogue et les contractions brusques de l'appareil préhenseur, chez les espèces qui sécrètent un tube indépendant.

Il existe enfin une troisième catégorie d'influences pouvant modifier, dans certains cas, l'activité respiratoire des Annélides. Ces influences sont celles qui peuvent changer accidentellement la composition du milieu respirable (dessalement ou concentration de l'eau de mer). Les espèces, exposées à ces changements du milieu, s'adaptent assez rapidement aux milieux ainsi modifiés et leur activité respiratoire y reprend, après quelques oscillations, sa valeur normale. Cela est vrai surtout pour l'eau saumâtre. Dans l'eau sursalée, il n'y a

guère que la *Nereis diversicolor* dont l'adaptation soit certaine et durable.

L'asphyxie chez les Annélides, vivant dans l'eau de mer ordinaire, reconnaît pour cause unique le manque d'oxygène. L'anhydride carbonique n'a aucune influence nocive ou simplement perturbatrice, à aucune dose.

L'asphyxie totale, aboutissant à la mort, au bout d'un temps plus ou moins long, présente typiquement une période d'abaissement, suivie d'une période d'ascension du coefficient respiratoire. Ce dernier phénomène est dû à un dégagement excessif d'anhydride carbonique, provenant de fermentations anormales asphyxiques ou préasphyxiques.

L'asphyxie partielle, la gêne respiratoire simple, est diversement supportée par les différents types. En général, le coefficient respiratoire baisse et présente le plus souvent une tendance au relèvement. Si l'état asphyxique se prolonge trop, l'abaissement s'accentue de plus en plus et se continue par l'ascension finale.

Cependant le *Spirographis Spallanzanii* supporte parfaitement une asphyxie relative, même considérable. Il s'adapte à l'oxygénation insuffisante, comme la *Nereis diversicolor* s'adapte à l'eau douce et à l'eau sursalée, et son coefficient respiratoire, dès que le régime permanent est établi, prend une série de valeurs constantes pour une série parallèle d'oxygénations déterminées. Ceci ne se produit, bien entendu, que tout autant que la quantité d'oxygène fournie ne descend pas au-dessous d'une valeur minima, auquel cas l'asphyxie se complète et aboutit à la mort.

TROISIÈME PARTIE

I

Quelques considérations sur la respiration comparée des Annélides et des autres animaux aquatiques.

La respiration des Annélides, maintenant débarrassée des obscurités, des hypothèses nombreuses, des complications entassées, comme à plaisir, apparaît plus claire et plus simple, mieux précisée, au triple point de vue de sa localisation, de son intensité et de ses variations.

Elle n'est point localisée, sauf exceptions rares, dans des organes spéciaux; elle se fait par la peau, par toute la peau, avec toutes ses dépendances et tous ses replis. Comme conséquence, on conçoit fort bien que son intensité, soit plus ou moins proportionnelle à la surface extérieure totale des animaux et comme, à poids égal, les petits individus ont une surface beaucoup plus considérable que les grands, l'influence dominante et générale de la taille se trouve immédiatement expliquée.

Les deux liquides nourriciers des Annélides, sang et liquide cœlomique ne se distinguent pas physiologiquement, au point de vue de l'aptitude respiratoire, s'ils sont tous les deux incolores ou tous les deux chargés d'hématies.

La présence des hématies contenant des protoplasmes chimiquement différenciés (hémoglobine, chlorocruorine), augmente, d'ailleurs considérablement, leur capacité d'ab-

sorption vis-à-vis de l'oxygène, et par conséquent leur puissance oxydante.

Les Annélides Polychètes sont des animaux aquatiques marins et vivent à côté d'une infinité d'autres animaux très différents. La respiration de tous ces animaux n'a pas été étudiée, mais on a, sur un certain nombre d'entre eux, quelques données précises. Je vais maintenant utiliser celles-ci, et chercher si les Annélides Polychètes méritent, au point de vue respiratoire, une place particulière parmi les autres animaux aquatiques.

Je me servirai surtout, dans cette étude, des résultats publiés par Jolyet et Regnard. Ces auteurs ont donné un certain nombre de mesures volumétriques concernant des animaux très variés. Les conditions physiques de température et de pression de leurs expériences sont très voisines des conditions correspondantes où je me suis placé moi-même. Les conditions biologiques normales sont respectées dans les deux cas. Il suffira, pour pouvoir faire une étude comparative de leurs mesures volumétriques, de les transformer en mesures pondérales.

J'ai donc calculé, d'après les chiffres du travail de Jolyet et Regnard, le poids d'anhydride carbonique dégagé par leurs animaux; j'en ai déduit un coefficient respiratoire comparable à celui de mes Annélides. J'ai noté le poids moyen d'un animal, toutes les fois que l'expérience portait sur plusieurs exemplaires réunis, et j'ai disposé le tout sous forme de tableaux analogues à ceux que j'ai déjà commodément utilisés bien souvent.

Coefficients respiratoires ($\rho = CO^2$ *en milligr. par gramme-heure*) *de divers animaux aquatiques* (*calculés d'après Jolyet et Regnard*).

1° ANIMAUX D'EAU DOUCE.

Espèces.	Poids moyen d'un animal.	ρ.
	gr.	milligr.
Tanche (*Cyp. tinea*).................	222,5	0,06
Cyprins (*Cyprinus auratus*)..........	33,33	0,06
— —	39,5	0,06
— —	130,0	0,05
— —	111,2	0,05
— —	82,5	0,04
Anguilles (*Mur. anguilla*)...........	51,2	0,06
— —	112,0	0,05
Vairons (*Cyp. phoxinus*)	4,84	0,22
Astacus fluviatilis....................	31,2	0,06
Crevettes de ruisseau (*Gammar. pulex*).	$\frac{74}{n}$	0,18
Axoloth..............................	42,0	0,05
Hirudo officinalis (à jeun)............	2,2	0,03
— (en digestion)......	2,2	0,07

2° ANIMAUX MARINS.

Espèces.	Poids moyen d'un animal.	ρ.
Mulets...........................	390,0	0,27
—	27,8	0,21
Dorades (*Sp. auratus*)..............	75,0	0,17
Grondin (*Trigla irundo*).............	350,0	0,13
Congres (*Mur. conger*)..............	545,0	0,008
— —	148,3	0,098
Torpilles (*Raia torpedo*).............	315,0	0,054
— —	410,0	0,0522
Soles (*Pleur. solea*).................	185,0	0,111
Turbot (*Pleur. maximus*)............	320,0	0,096
Squale roussette (*Sq. catulus*)........	440,0	0,087
Syngnathes.......................	10,4	0,128
Crevette (*Palemon squilla*)...........	$\frac{395}{m}$	0,182
Crabe tourteau (*Cancer pagurus*).....	470,0	0,172
Homard (*Homarus vulgaris*)..........	315,0	0,108
Langouste (*Palinurus quadricornis*)...	520,0	0,074
Octopus vulgaris....................	2310,0	0,074
—	2300,0	0,054
Cardium edule } pesés avec la coquille.	10,7	0,024
Mytilus edulis } pesés avec la coquille.	25,0	0,048
Ostræa edulis } pesés avec la coquille.	49,5	0,020
Asteries (*Asteracanthion rubens*)......	$\frac{900}{p}$	0,046

Ces résultats, présentés sous cette forme, permettent de faire une première remarque intéressante : en valeur absolue et indépendamment de toutes les conditions d'organisation de taille, d'habitat, etc., l'activité respiratoire des animaux aquatiques est, d'une manière générale :

1° Peu considérable;

2° Assez uniforme.

Si on la compare, en effet, à l'activité respiratoire des animaux possédant une respiration aérienne, elle représente une production d'anhydride carbonique, et une consommation d'oxygène assez faibles.

Les valeurs du coefficient respiratoire des animaux aquatiques sont de l'ordre des centièmes ou des dixièmes de milligrammes; en évaluant parallèlement pour les animaux aériens l'anhydride carbonique dégagé par heure et par gramme d'animal, on trouve les valeurs moyennes de ρ suivantes :

		ρ en milligr.
Lézard		2,81
Oiseaux	Poulet	21,96
	Moineau	230,00
Mammifères	Homme	6,46
	Veau, Porc, Mouton	7,8
	Lapin	14,00
	Cobaye	22,00

Ces chiffres sont de l'ordre des milligrammes, des centigrammes et même des décigrammes pour les oiseaux de petite taille.

En gros, on peut dire que la respiration des animaux aquatiques est environ de dix à cent fois moins active que celle des animaux aériens. Cela s'explique, ainsi que l'ont déjà fait remarquer Milne-Edwards et, après lui, Jolyet et Regnard, par la pauvreté en oxygène du milieu respirable aquatique. Un litre d'air contient 210 centimètres

cubes d'oxygène, tandis qu'un litre d'eau n'en contient en dissolution que de 3 à 10 centimètres cubes, c'est-à-dire soixante-dix à vingt et une fois moins. Les animaux aquatiques sont dans les conditions d'animaux aériens vivant dans une atmosphère très pauvre en oxygène ; ils possèdent, par rapport à ceux-ci, une respiration diminuée, atténuée.

J'ajoute que cette respiration, faible généralement, l'est encore uniformément.

Les différences d'organisation, même considérables, ne créent pas ici de grandes différences dans l'activité respiratoire. En d'autres termes, les conditions générales de la respiration aquatique sont déterminées surtout par le milieu, et ceci n'a rien que de très facile à prévoir. C'est ainsi qu'un Cyprin doré de 39^{gr},5, une Écrevisse de 31^{gr},2, et un Axoloth de 42 grammes, animaux d'organisation absolument divergente, possèdent comme coefficients respiratoires respectifs : 0,06 — 0,06 — 0,05 —, c'est-à-dire sensiblement la même valeur. C'est ainsi encore qu'un Grondin (*Trigla hirundo*) de 350 grammes, et un Homard de 315 grammes, et une Sole de 185 grammes, dégagent respectivement 0,13 — 0,108 — 0,111 d'anhydride carbonique par gramme-heure.

Dans ce cadre général de la respiration aquatique, quelle est la place qu'occupent les Annélides? C'est ce que je vais examiner maintenant.

En se reportant aux tableaux page 37 et page 42, il est facile de constater d'abord que leur activité respiratoire, d'une façon générale, est bien comprise dans les limites ordinaires déjà connues de la respiration aquatique. Cependant, elle atteint, pour les très petites espèces, des valeurs élevées, non encore constatées chez les autres animaux aquatiques.

De plus, le type respiratoire paraît ici bien moins uniforme, et la quantité d'anhydride carbonique, produite par ces animaux, oscille entre 0^{mgr},013 et 4^{mgr},02, c'est-à-dire

entre le centième de milligramme et un nombre entier de milligrammes.

Il est juste d'ajouter que l'étude respiratoire quantitative des autres animaux aquatiques est bien incomplète, et que les résultats de Jolyet et Regnard n'intéressent qu'un nombre restreint de types, tous de taille assez grande. Il est possible qu'en étudiant, à ce point de vue, la respiration de très petites espèces de Poissons, de Crustacés, de Mollusques, etc., on la trouve plus intense.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il n'en est pas moins remarquable de voir les Annélides posséder une activité respiratoire considérable, et, suivant les types, capable de varier entre des limites très étendues.

A poids comparable, les Annélides ont, en effet, une respiration plus intense que celle des Mollusques et des Crustacés, presque égale à celle des Poissons. Une Glycère de 13 grammes dégage $0^{mgr},09$ de CO^2 par gramme-heure, tandis qu'un Syngnathe de $10^{gr},4$ n'en dégage que $0^{gr},128$.

Cette intensité, aussi bien que les variations très étendues qu'elle peut présenter, ne paraîtront pas surprenantes si l'on songe à la grande diversité d'organisation sanguine et circulatoire existant chez les Annélides. Cette diversité n'est peut-être réalisée dans aucun autre groupe du règne animal.

Enfin, il ne faut pas oublier non plus que les Annélides sont, dans la série zoologique, parmi les rares êtres possédant du sang comparable au sang des Vertébrés, c'est-à-dire contenant des protoplasmes différenciés, facilement oxydables, doués de propriétés chimiques particulièrement actives.

*
* *

Les expériences de Jolyet et Regnard montrent parfaitement l'influence de la taille sur la respiration des animaux de tous les groupes où elle a été étudiée. Cette influence est plus difficile à expliquer que dans le cas des Annélides.

Les Poissons possèdent bien une respiration cutanée faible, d'après Quinquaud, mais pour les Crustacés décapodes à carapace épaisse, cette respiration paraît devoir être moins efficace. Il est possible cependant que la surface générale des téguments intervienne encore dans l'accroissement de l'activité respiratoire quand la taille diminue.

Du reste, ces variations sont ici de bien moindre importance que dans le cas des Annélides. Entre deux Poissons marins, l'un de 350 grammes, l'autre de 75 grammes, c'est-à-dire pour une différence de poids de 175 grammes, on n'observe qu'une différence de 0,04 entre les coefficients respiratoires correspondants. Entre deux autres d'eau douce pesant l'un 130 grammes, l'autre 5 grammes, c'est-à-dire pour une différence de poids de 125 grammes, on observe seulement une différence de 0,17 entre les coefficients. Chez les Crustacés marins, le phénomène n'est pas bien net. Les Crevettes ne respirent pas plus activement que le Crabe Tourteau de taille beaucoup plus considérable. Chez les Crustacés d'eau douce, au contraire, l'Écrevisse respire moins que les Gammares de ruisseau de taille plus faible.

Chez les Annélides, le tableau page 37 montre des différences beaucoup plus considérables, pour des variations plus faibles de la taille. C'est ainsi qu'entre une *Amphitrite Edwardsii*, de 26^{gr},33 et une *Amphitrite gracilis* de 0,096, il existe une différence de 1,87 — 0,02 = 1,85 dans le coefficient respiratoire. Entre un *Spirographis* de 14 grammes et un autre de 1,7, il existe une différence de 1,1 — 0,08 = 1,02 dans les coefficients. Pour les Glycères, à une différence de poids de 13 — 3,85 = 9,15, correspond une différence de 0,37 — 0,09 = 0,28 pour ρ.

Il est probable que ces variations de l'activité respiratoire avec la taille doivent être attribuées chez les animaux marins à une certaine participation des téguments à la respiration générale ; elles sont légères pour une participation cutanée légère. Chez les Annélides, au contraire, on

a vu qu'elles étaient considérables à cause de l'importance prépondérante des échanges respiratoires dermiques.

*
* *

Un autre phénomène général, qui se dégage nettement de l'ensemble de ces résultats, c'est que l'activité respiratoire des animaux marins est plus grande que celle des animaux semblables habitant l'eau douce. On y voit, en effet, que les poissons de mer, les Crustacés marins respirent avec plus d'énergie que les Poissons et les Crustacés d'eau douce.

Un Mulet	de 27gr,8	produisant	0mgr,21	de CO^2 par gramme-heure
Un Cyprin	33gr,0	produit	0mgr,06	—
Une Dorade......	75gr,0	produisant	0mgr,17	—
Un Cyprin	82gr,0	produit	0mgr,04	—
Un Congre.......	148gr,0	produisant	0mgr,098	—
Une Anguille.....	112gr,0	produit	0mgr,05	—
Un Homard......	315gr,0	produisant	0mgr,108	—
Une Écrevisse....	31gr,0	produit	0mgr,06	—

Dans les exemples que je viens de citer, il est impossible d'invoquer une différence notable d'organisation ni une cause intrinsèque quelconque, pour expliquer ces divergences.

Il n'y a là qu'une simple influence de milieu. L'eau de mer possède des propriétés respiratoires plus actives que l'eau douce. A quoi peut-on attribuer ces propriétés spéciales? Y a-t-il dans l'eau de mer une plus forte proportion d'oxygène dissoute? Les analyses donnent, par litre d'eau douce, 4 à 8 centimètres cubes d'oxygène, c'est-à-dire une quantité correspondante à celle qu'on trouve aussi dans l'eau de mer, ce qui, *a priori*, était presque évident. On ne peut qu'invoquer, comme dernière hypothèse, une action stimulante spéciale, peut-être due à la présence des sels minéraux en dissolution.

Quelle qu'en soit la cause, il n'en est pas moins certain que les animaux d'eau douce sont, par rapport à leurs congénères marins, des types à *respiration ralentie*.

Il est à remarquer enfin que, dans un même groupe d'animaux, les formes marines représentent toujours les formes primitives, ancestrales; les espèces d'eau douce sont des espèces secondairement adaptées, des espèces dérivées.

Ces faits expérimentaux peuvent être rattachés à d'autres faits fournis par l'observation directe. On sait, en effet, que la pisciculture d'eau douce est chose infiniment simple et facile à réaliser, tandis que la pisciculture marine n'a encore donné aucun résultat appréciable. Fabre-Domergue à Concarneau a bien réussi à obtenir quelques embryons de Sole; Malard à Tatihou a bien obtenu une ponte de Turbot, mais embryons et œufs n'ont jamais pu évoluer complètement. Les Poissons adultes eux-mêmes, meurent assez rapidement en captivité.

Je crois que ces faits sont liés à la grande activité respiratoire des animaux marins, activité en rapport avec un renouvellement incessant et une aération considérable de l'eau de mer, conditions toujours fort mal réalisées en captivité. Les poissons marins en captivité ne meurent pas d'inanition, puisqu'on les nourrit surabondamment; ils meurent tous par asphyxie plus ou moins rapide.

J'en dirai autant des Crustacés. L'élevage de l'Écrevisse est la chose la plus simple du monde. L'élevage des Décapodes marins, à commencer par le Homard dont l'organisation est très voisine de celle de l'Écrevisse, a toujours échoué.

Les Vers eux-mêmes n'échappent point à cette règle. En juxtaposant quelques-uns des résultats de mes expériences à ceux de Jolyet et Regnard pour les sangsues, on constate que :

Une Sangsue......	de $2^{gr},2$	dégeant	$0^{mgr},03$	de CO^2 par gramme-heure
Un Spirographis...	$2^{gr},3$	dégage	$0^{mgr},34$	—
—	$3^{gr},75$	—	$0^{mgr},30$	—
Une Sabelle.......	$4^{gr},36$	—	$0^{mgr},30$	—
Une Glycère.......	$3^{gr},85$	—	$0^{mgr},37$	—
Une Hermione	$4^{gr},21$	—	$0^{mgr},12$	—
Une Marphyse.....	$2^{gr},61$	—	$0^{mgr},98$	—
Une Arenicole.....	$3^{gr},6$	—	$0^{mgr},15$	—

Je rappelle encore que, pour cette classe d'animaux, il est infiniment plus facile de conserver en captivité des sangsues que des vers marins. Ceux-ci vivent bien et fort longtemps, mais à la condition que l'eau de mer, dans laquelle ils se trouvent, soit abondamment et constamment aérée, circonstance dont on n'a pas à se préoccuper pour les sangsues.

Les animaux d'eau douce sont donc, par rappport à leurs congénères marins, des animaux à respiration ralentie, et je suis convaincu que cette règle se vérifierait dans tous les cas, si on connaissait quantitativement la respiration des formes d'eau douce et des formes marines dans chaque groupe.

Au point de vue de la Biologie générale, ce phénomène pourrait présenter une grande importance.

Au point de vue pratique, il expliquerait les insuccès de la pisciculture marine, et indiquerait la voie nouvelle dans laquelle elle doit s'engager pour aboutir à des résultats meilleurs. Puisque les animaux marins ont besoin d'une aération considérable, il faudrait chercher une installation permettant de réaliser pratiquement le brassage incessant, et l'aération intense d'une grande masse d'eau. Cette aération a d'ailleurs une double action. Non seulement, elle restitue à l'eau l'oxygène consommé par la respiration des animaux qui y vivent, mais encore elle oxyde, dissout, détruit, tous les déchets organiques et est un agent puissant d'épuration.

*
* *

La concordance générale des résultats de mes expé-

riences avec ceux tirés des expériences de Jolyet et Regnard, la faiblesse à peu près uniforme de la respiration des animaux aquatiques, me permettent de donner une nouvelle et dernière justification de la précision de la méthode que j'ai employée.

Sa simplicité et sa commodité étant admises, la plus grande difficulté de son emploi consistait dans la nécessité de concilier le débit gazeux lent, exigé par l'absorption chimique, avec une aération de l'eau de mer suffisante pour entretenir largement la respiration des animaux. Il était très important, d'ailleurs, d'opérer sans régulateur, sans dérivation d'aucune sorte, pour pouvoir mesurer avec précision le volume gazeux traversant l'appareil dans un temps donné. Si la respiration des Annélides, plus intense, avait demandé une aération plus rapide, un débit gazeux plus considérable, la méthode aurait été inapplicable.

Au début, j'ai longtemps tâtonné pour chercher si cette aération maxima que l'appareil pouvait fournir, était suffisante pour entretenir la respiration de mes animaux. L'expérience me montra qu'elle était non seulement suffisante, mais qu'il existait même toujours une certaine marge entre ce débit maximum et le débit minimum au-dessous duquel le coefficient respiratoire n'était plus constant.

La comparaison de mes résultats avec ceux obtenus par Jolyet et Regnard, au moyen d'une méthode très différente, montre, avec la plus grande netteté, que la méthode que j'ai employée dans l'étude des Annélides pourrait être fructueusement appliquée à celle de la respiration de tous les animaux aquatiques marins ou d'eau douce.

J'ajoute qu'elle pourrait être complétée sans rien perdre de sa précision, de manière à fournir à la fois le poids d'anhydride carbonique produit, et le poids d'oxygène consommé. Voici, d'ailleurs, le dispositif que je me propose de lui ajouter dans ce but.

A la sortie des tubes absorbants, l'air passera dans un système de trois tubes en verre vert, étroitement accolés

en faisceau prismatique de 25 centimètres de long environ, et réunis deux à deux par des tubes de communication, de manière à ne former qu'un seul tube continu replié deux fois sur lui-même, et rempli de tournure de cuivre. Le cuivre au rouge absorbe totalement l'oxygène d'un mélange gazeux circulant avec la vitesse ordinaire des barbotteurs à potasse. Les tubes à cuivre seront placés dans une grille courte ordinaire, le tout sera relié au reste de l'appareil par un tube assez long, et séparé de lui par un écran empêchant le rayonnement d'échauffer le bocal à expérience. La nouvelle résistance ainsi introduite est insignifiante, et ne nécessitera aucune modification de l'aspiration. Le faisceau de tubes à cuivre pourra être facilement taré et, étant donné la très grande constance de la composition de l'air atmosphérique, une seule expérience à blanc donnera à la fois sa teneur en anhydride carbonique et en oxygène, et pourrait servir pour toute une série d'expériences positives. Celles-ci fourniraient immédiatement, par simple différence, les poids d'anhydride carbonique respiré et d'oxygène absorbé par les animaux. De ces poids, on tirerait facilement les volumes gazeux correspondants, pour la température de l'expérience. On aurait le volume gazeux total, ayant traversé l'appareil en les ajoutant au volume gazeux recueilli à la sortie de la trompe. Ce gaz recueilli, analysé, permettrait de s'assurer, une fois pour toutes, que l'absorption de l'oxygène est bien totale dans tous les cas.

Étant donné la faible intensité respiratoire des animaux aquatiques, les différences à mesurer dans l'absorption de l'oxygène seraient très petites, mais cette absorption étant complète dans tous les cas, elles pourraient certainement être enregistrées avec exactitude par la balance. On pourrait enfin, pour diminuer l'erreur relative, opérer sur une période de temps très grande, la plus grande possible.

Cette méthode, ainsi complétée, permettra d'aborder méthodiquement l'étude quantitative de la respiration aqua-

tique, et pourra devenir une méthode très générale et très précise, très simple et très commode, capable de rendre les plus grands services.

II

Résumé général.

La respiration est une fonction double. Elle assure, d'une part, l'alimentation de l'organisme en oxygène, qui est l'aliment gazeux le plus impérieusement et le plus immédiatement nécessaire à la continuation de la vie. Elle préside, d'autre part, à l'excrétion de l'anhydride carbonique. Cette excrétion, caractéristique de l'acte respiratoire, est constante pour un même animal placé dans des conditions déterminées et peut être prise comme mesure de son intensité.

La mesure respiratoire, adoptée dans ce travail sur les Annélides Polychètes, est le poids, en milligrammes, d'anhydride carbonique produit par heure et par gramme d'animal. J'ai appelé cette mesure coefficient d'activité respiratoire.

Pour l'évaluer, j'ai préféré aux méthodes volumétriques ordinaires une méthode en poids sur les détails de laquelle je ne reviendrai pas. Je rappellerai seulement qu'elle réunit ces trois sortes d'avantages:

Respect des conditions biologiques normales;

Précision et sensibilité;

Simplicité et commodité.

Les conditions physiques de température et de pression dans les expériences sont très sensiblement les conditions ordinaires; elles ont été, dans tous les cas, toujours les mêmes.

La stabilité chimique du milieu respirable a été soigneusement maintenue. Les dispositifs expérimentaux ont été

réglés de telle sorte que le coefficient d'activité respiratoire atteigne sa plus grande valeur possible et s'y maintienne. C'est cette quantité constante, calculée sur de longues périodes de temps, pour un grand nombre de types d'Annélides et dans des circonstances variées, mais toujours parfaitement définies, qui a servi de base à toutes les discussions de cette étude.

La précision de la méthode était liée à l'approximation réalisable dans l'absorption de l'anhydride carbonique. Or, cette absorption était totale, grâce à l'emploi des tubes à cristaux de baryte humide du professeur A. Gautier.

Sa sensibilité avait, comme limite, la sensibilité même de la balance servant à effectuer les pesées. Celle dont je me suis servi était apériodique, et donnait, par conséquent, des équilibres rapides ; elle permettait de lire le dixième, et d'évaluer le vingtième de milligramme, c'est-à-dire, en volume, le quarantième de centimètre cube environ. Cette sensibilité est au moins égale, sinon supérieure, à celle des méthodes volumétriques les plus perfectionnées.

La méthode est enfin simple et commode. Elle ne demande, en dehors d'une balance de précision, qu'une trompe aspirante convenable, une série de tubes absorbants et quelques récipients. Ces divers instruments sont faciles à trouver dans tous les laboratoires ; ils peuvent, d'ailleurs, être commodément transportés et installés partout.

Utilisée, comme elle l'a été dans ce travail, elle permet de déterminer quantitativement, et de comparer l'excrétion respiratoire des animaux aquatiques. Mais ce ne sont pas les seules indications qu'elle puisse donner. J'ai montré à la fin du chapitre précédent comment, par l'adjonction d'un dispositif approprié, elle pourra servir à mesurer aussi, dans les mêmes conditions de précision et de sensibilité, les quantités d'oxygène absorbées, et fournir, par conséquent, des notions plus complètes sur la nutrition générale.

La faible intensité des échanges respiratoires, commune à tous les animaux vivant dans l'eau, rend son application

possible dans tous les cas, et en fait une méthode très générale de recherches.

*
* *

L'étude méthodique de la respiration des Vers Annelés Polychètes a permis de substituer à une Physiologie purement intuitive, une Physiologie positive basée sur l'expérience, de remplacer l'hypothèse par le fait. Il en est résulté cette double conséquence générale :

1° Réduction considérable du nombre des organes supposés respiratoires;

2° Détermination et subordination précises des divers facteurs biologiques qui interviennent réellement dans les phénomènes de la respiration.

Les divers résultats partiels ont été exposés en détail dans la deuxième partie de ce travail, et rassemblés dans le chapitre VIII, qui la termine. Je me bornerai à les rappeler rapidement.

Il n'y a pas, dans la règle, d'organes particuliers spécialisant la fonction respiratoire chez les Annélides. Chez tous ces animaux, la respiration s'effectue à travers la peau. Cette respiration cutanée est absolument générale; elle est le plus souvent unique et exclusive; quelquefois, elle se superpose à une respiration branchiale proprement dite.

Un grand nombre d'expansions tégumentaires peu ou point vascularisées respirent au même titre, ni plus, ni moins activement que le reste de la surface dermique. Ces organes ne méritent pas plus le nom de branchies que ne le méritent les parties minces et plates d'un Siphonophore ou d'une Méduse, les lobes ciliés d'une larve véligère ou les ambulacres d'un Oursin. *Ce nom de branchies, physiologiquement impropre, ne doit pas leur être conservé.*

Parmi ces organes, quelques-uns ne paraissent avoir aucune fonction particulière (*Sigalionidæ*, *Nephthydæ*). D'autres sont nettement *des organes préhenseurs* (*Cirratulidæ, Serpulidæ*) comparables au lophophore et aux tentacules

des Bryozoaires, aux bras des Brachiopodes et représentent des organes adaptatifs, étroitement liés à la vie sédentaire et fixée.

Les branchies vraies, très vascularisées, efficacement spécialisées, dont l'activité propre représente les trois quarts au moins de l'activité respiratoire totale, sont rares, et ne se rencontrent que chez les types les plus élevés d'Errants (*Eunicidæ*), et de Sédentaires (*Arenicolidæ*, *Terebellidæ*).

Les facteurs respiratoires, c'est-à-dire toutes les circonstances capables d'influencer l'excrétion carbonique peuvent se grouper de la manière suivante :

Facteurs normaux....	permanents.	Physiques : lumière, température, pression.
		Anatomiques : taille, organisation.
		Biologiques : habitat, genre de vie.
	transitoires.	Maturité sexuelle, métamorphoses.
Facteurs accidentels...............		Diminution ou augmentation de la salure.

La lumière, blanche ou colorée, n'a pas d'action sur la respiration des Annélides.

L'étude des températures autres que la température de l'été à Tatihou, et de l'hiver à Alger (17° — 21°), n'a pas pu être faite faute d'une étuve réfrigérente.

Celle des pressions supérieures à la pression atmosphérique n'a pas été possible non plus, parce qu'elle nécessitait un outillage expérimental que je n'avais pas.

Parmi les facteurs anatomiques, dont dépend l'activité respiratoire des Vers Annelés, la surface générale des téguments, les dimensions du corps, la taille occupe le premier rang. De l'importance capitale de ce facteur découle la nécessité de comparer les diverses espèces seulement à égalité de poids.

Un autre, d'une importance également considérable, est représenté, non pas par l'existence d'un appareil circulatoire différencié, mais par la *présence d'hématies* chargées

d'albuminoïdes avides d'oxygène dans cet appareil circulatoire, ou dans le cœlome, ou dans les deux à la fois.

Le sang incolore n'a pas d'aptitude respiratoire plus grande que le liquide de la cavité générale incolore comme lui (*Aphroditidæ*, *Phyllodocidæ*).

Le liquide cœlomique, chargé d'hématies, acquiert des propriétés absolument comparables à celles du sang dans les mêmes conditions (*Glyceridæ*).

Le liquide cœlomique incolore possède vis-à-vis du sang coloré une aptitude respiratoire très inférieure.

Chez les espèces vivant dans la zone littorale des mers à marées, le régime respiratoire à *marée basse est un régime accéléré*. L'expérience et l'observation directe, s'accordent pour expliquer ce fait par l'existence, chez ces animaux, d'une *respiration aérienne directe*, capable d'assurer l'alimentation oxygénée transitoirement et quelquefois pendant un temps très long (*Perinereis cultrifera*, *Marphysa sanguinea*, *Phyllodoce laminosa*, *Eulalia viridis*, etc.).

Parmi les espèces sédentaires qui creusent des tubes dans le sable ou dans la vase, il en est qui renouvellent l'eau de leur tube par des renflements ondulatoires de leur corps, et aussi par imbibition directe des parois du tube qui est perméable. Ces espèces peuvent, d'ailleurs, quitter leur tube pendant la nuit, nager librement et le réintégrer ensuite.

Les Sédentaires à tube indépendant ne quittent jamais ce tube en général; ils entretiennent des courants continus dans leur tube, soit par les mouvements lents du corps, soit par l'activité des cils du sillon copragogue, soit par des contractions brusques de leur partie antérieure. Leur tube est souvent ouvert aux deux bouts (*Spirographis*), ou présente des perforations nombreuses (*Pomatoceros triqueter*), ou possède une partie perméable (*Ampharetidæ*). Chez le *Spirographis*, et vraisemblablement chez tous les *Serpulidæ*, la faculté que possède l'animal de rentrer sa partie antérieure et d'utiliser, suivant les moments,

des surfaces respiratoires différentes, introduit une légère irrégularité dans le régime respiratoire, quand celui-ci est considéré pendant un temps trop court. Cette irrégularité disparaît, du reste, en opérant sur l'animal nu.

A l'inverse de toutes les autres fonctions organiques qui sont suspendues ou ralenties, chez les Annélides, au moment de la maturité sexuelle, *la respiration devient plus active*. Chez les espèces à métamorphoses (*Nereis irrorata*), l'intensité respiratoire *augmente du tiers de sa valeur*. Il n'y a aucune différence déterminée par le sexe ; les mâles et les femelles se comportent pareillement.

Les espèces de la haute zone littorale, qui sont exposées à des changements brusques de salure, présentent, vis-à-vis de ces perturbations du milieu respirable, une certaine élasticité adaptative. Le coefficient respiratoire, après quelques oscillations, manifeste une tendance très nette à reprendre sa valeur ordinaire. L'animal, au bout d'un certain temps, respire dans le nouveau milieu comme dans l'ancien ; les limites de cette adaptation sont très étendues chez certains types (*Nereis diversicolor*), vis-à-vis de l'eau saumâtre comme vis-à-vis de l'eau sursalée. Elles sont au contraire plus restreintes chez d'autres, surtout vis-à-vis de l'eau sursalée (*Nephthys Hombergii*, *Spirographis Spallanzanii*).

L'*asphyxie* des Annélides est toujours produite par le *manque d'oxygène*. L'anhydride carbonique introduit à haute dose dans l'eau de mer, concurremment avec une proportion d'oxygène suffisante, n'est pas toxique et n'influence pas l'activité respiratoire.

La marche générale de l'asphyxie, complète et rapide, comprend une période d'abaissement du coefficient respiratoire suivie d'une période d'ascension. Quand la privation d'oxygène n'est que partielle, il s'établit un nouveau régime respiratoire permanent auquel en succède un autre pour une nouvelle diminution de l'oxygénation. C'est le type de l'*asphyxie par échelons*, qui se termine, d'ailleurs,

comme dans le cas précédent, par l'ascension finale du coefficient respiratoire, lorsque la quantité d'oxygène fournie devient trop faible.

La sécrétion du tube calcaire des *Serpulidæ*, est peut-être liée à des modifications temporaires, plus ou moins grandes, du régime respiratoire. Il est possible qu'elle constitue un cas particulier du phénomène général de la calcification hibernale de A. Giard.

*
* *

Par rapport aux autres animaux aquatiques, les Annélides possèdent une activité respiratoire relativement élevée. Ce fait s'explique un peu par la taille généralement petite, et surtout par l'existence chez ces animaux de protoplasmes respiratoires différenciés, avides d'oxygène, comparables, physiologiquement et chimiquement, à l'hémoglobine des Vertébrés.

La comparaison de l'intensité respiratoire des Vers Annelés avec celle des autres animaux aquatiques permet de signaler chez les premiers une grande variabilité de cette intensité suivant les types. Les seconds paraissent respirer uniformément, d'une manière presque indépendante de leur organisation, au moins dans les cas actuellement connus.

Un dernier et très important phénomène, que cette étude comparative m'a permis de mettre en évidence, consiste dans la différence considérable existant, pour un même groupe d'animaux, entre les types marins et les types d'eau douce.

Les *espèces d'eau douce* sont, par rapport aux espèces marines voisines, des *animaux à respiration ralentie*. Ce phénomène, d'après les mesures actuellement faites, paraît très général et son importance biologique n'échappera point. Il est impossible qu'il n'y ait là qu'un fait fortuit et isolé. Chez des animaux aussi différents que des Poissons, des Crustacés et des Vers, il se manifeste, en effet,

avec la même évidence. Les différences observées ne sont pas, d'ailleurs, faibles et incertaines. L'activité respiratoire des animaux marins est au moins double, souvent triple et quadruple, quelquefois décuple de l'activité correspondante des animaux d'eau douce.

Ce phénomène remarquable permet d'expliquer pourquoi les animaux d'eau douce s'accommodent en captivité d'un renouvellement peu fréquent, et d'une aération peu intense de l'eau, tandis que les animaux marins, asphyxient rapidement dans les mêmes conditions. Il permet de comprendre pourquoi la pisciculture marine a été vainement tentée alors que la pisciculture d'eau douce donne d'excellents résultats. Il donne, dans cette branche des applications économiques, une indication de la voie nouvelle à suivre et des perfectionnements à réaliser.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Je n'ai pas voulu dresser ici une liste bibliographique complète de tous les ouvrages traitant des Annélides.

J'ai voulu indiquer simplement les travaux ayant une relation plus ou moins directe, générale ou spéciale, avec mes propres recherches.

Ceux ayant trait aux méthodes générales d'observation et de mesure sont groupés à part ; ceux intéressant également la physiologie respiratoire des Annélides viennent ensuite et sont rangés, comme les premiers, par ordre chronologique.

1809. Provençal et Humboldt, *Recherches sur la respiration des Poissons* (Mémoires de physique et de chimie de la Société d'Arcueil).

1845. Morren, *Sur les variations de l'oxygène dissous dans l'eau, considérées comme pouvant amener rapidement la mort des Poissons* (C. R. Académie des Sciences).

1872. Gréhant, *Sur la respiration des Poissons* (C. R. Acad. des Sc.).

1872 *b*. Gréhant, *De l'asphyxie et de la cause des mouvements respiratoires chez les Poissons* (C. R. Acad. des Sc.).

1877. Quinquaud, *Nouvelles lois relatives à la respiration des Poissons* (C. R. Acad. des Sc.).

1877. Jolyet et Regnard, *Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques* (Arch. de physiologie normale et pathologique).

1884. Gaston Bonnier et L. Mangin, *Recherches sur la Respiration et la Transpiration des Champignons* (Ann. des Sc. Nat. Bot., t. XVII).

1886. Arloing, *Appareil destiné à mesurer* CO^2 *dans la respiration aérienne des petits animaux* (Arch. de physiol.).

1886. Gréhant, *Expérience de Priestley répétée avec des animaux et des végétaux aquatiques* (C. R. Acad. des Sc.).

1890. Ch. Richet, *Rapport entre la surface du corps et la respiration des animaux respirant dans l'air* (Arch. de physiol.).

1890. J. Thoulet, *Océanographie* (Revue maritime et coloniale, mars 1890).

1891. Bataillon, *Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Amphibiens anoures* (Thèse de Paris, 1891).

1896. Id., *La courbe respiratoire de l'œuf de Poisson et la mécanique de l'extension du blastoderme* (C. R. Acad. des Sc.).

1896. Id., *Évolution de la fonction respiratoire chez les embryons d'Amphibiens et de Téléostéens* (C. R. Soc. biol.).

1898. G. Bohn, *Absorption de CO^2 par les Crustacés* (C. R. Soc. biol., 10e série, V, 1008, 5 nov.).
1898. Id., *Variation des échanges respiratoires chez les Crustacés, avec saison, habitat, taille* (C. R. Soc. biol., 10e série, V, 1011, 5 nov.).
1898. A. Gautier, *Sur une méthode d'absorption totale de l'anhydride carbonique de l'air* (C. R. Acad. des Sc.).
1898. A. Giard, *De la calcification hibernale* (C. R. Soc. biol., t. V).

*
* *

1837. H. Milne-Edwards, *Recherches pour servir à la circulation du sang chez les Annélides* (Ann. des Sc. nat., 2e série, t. X).
1838. Grube (Ed.), *Zur Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer* 4e Kœnisberg.
1844. De Quatrefages, *Observations générales sur le phlébentérisme, organisation des Pycnogonides* (C. R. Acad. des Sc. Paris, t. XIX, 2e semestre, 1844).
1845. Id., *Sur le phlébentérisme* (Ann. des Sc. nat. Zool., 3e série, t. IV).
1864. Claparède, *Glanures zootomiques parmi les Annélides de Port-Vendres* (Mém. Soc. Phys., HN. Genève, t. XVII).
1865. De Quatrefages, *Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce.*
1868. Claparède, *Annélides Chétopodes du golfe de Naples* (1re partie).
1870. Id., *Annélides Chétopodes du golfe de Naples* (Supplément, Genève).
1873. Selenka (E.), *Das Gefassystem der Aphrodite aculeata* (Niederl Archiv für Zool., t. II).
1873. Claparède, *Recherches sur la structure des Annélides sédentaires.* Genève.
1875. A.-E. Marion, *Sur les Annélides de Marseille* (Rev. des Sc. nat., 10e série, 1875).
1878. Rolleston, *The blood corpuscules of Annelides* (Journ. of anat. and Physiology, vol. XII).
1885. M. Jacquet, *Recherches sur le système vasculaire des Annélides* (Mitth. aus d. Zool. Stat. zu Neapel, t. VI).
1885. A. Wiren, *Om circulations-och digestions organen hos Annelider* (Svensk. vet. Akad. Handlg. NF., vol. XXI, 4e part.).
1886. Harker, *On the coloration of the anteria segments of the Maldanidæ* (Nature, vol. XXXII).
1886. Viguier, *Études sur les animaux inférieurs de la baie d'Alger*, II. — *Recherches sur les Annélides Pélagiques* (Arch. de Zool. exp. et gén., 2e série, t. V).
1887. E. Meyer, *Studien über der Korperbau der Anneliden*, I (Mitth. aus d. Zool. Stat. zu. Neapel, vol. VII).
1888. Id., *Studien uber der Korperbau der Anneliden* II (Mitth. aus d. Zool. Stat. zu. Neapel, vol. VIII).
1891. Cuénot, *Étude sur le sang et les glandes lymphatiques* (2e partie, Invertébrés ; Arch. de Zool. exp., 2e série, t. IX).
1891. Soulier, *Études sur quelques points de l'anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette* (Montpellier).
1892. Griffith, *Sur la composition de la Chlorocruorine* (C. R. Acad. des Sc. de Paris, 30 mai 1892).

1893. A. MALAQUIN, *Recherches sur les Syllidiens* (Mém. Soc. scient. et arts de Lille).

1895. PIERRE FAUVEL, *Contribution à l'histoire naturelle des Ampharétiens français* (Mém. Soc. nat. scient. Nat. et Math. de Cherbourg, t. XXIX).

1895. ID., *Influence de l'hiver 1894-1895 sur la faune marine* (C. R. Acad. des Sc. de Paris, 9 sept. 1895).

1896. ID., *Catalogue des Annélides Polychètes de Saint-Vaast-la-Hougue* (Bull. Soc. Linn. de Normandie, 4e série, t. IX).

1896. CHARLES GRAVIER, *Recherches sur les Phyllodociens* (Bull. scient. de la France et de la Belgique, t. XXIX).

1897. ARWIDSSON, *Zur Kenntniss der Gattungen Glycera und Goniada* (Bichang Voll k. Svensk. vet. Akad. Handlg).

1897. E. PERRIER, *Traité de Zoologie*, fasc. IV).

1897. P. FAUVEL, *Recherches sur les Amphariétiens* (Bull. scient. de la France et de la Belgique, t. XXX).

1899. DARBOUX, *Recherches sur les Aphroditiens* (Thèse de Paris).

1899. CH. GRAVIER, *Contribution à l'étude des Annélides Polychètes de la mer Rouge. Famille des Lycoridiens* (Bull. du Mus. de Paris, t. V).

1900. ID., *Contribution à l'étude des Annélides Polychètes de la mer Rouge* (Nouv. Arch. du Mus., 4e série, t. II, fasc. 2).

1900. BERGH, *Beitruge zur Vergleichenden Histologie über den Bau der Gefässe bei der Anneliden* (Anat. Hefte, 1 Abth., 45 Hft... et 49 Hft.).

1901. P. FAUVEL, *Les variations de la Faune marine* (La Feuille des Jeunes naturalistes).

1901. G. FERRONNIÈRE, *Études sur la Faune supralittorale* (Thèse de Paris).

1901. J. BOUNHIOL, *Recherches expérimentales sur la respiration des Annélides. Étude du Spirographis Spallanzanii* (C. R. Acad. des Sc., 3 juin 1901).

TABLE DES MATIÈRES

LA TACHYGÉNÈSE

OU

ACCÉLÉRATION EMBRYOGÉNIQUE,

SON IMPORTANCE

DANS LES MODIFICATIONS DES PHÉNOMÈNES EMBRYOGÉNIQUES:

SON RÔLE DANS LA TRANSFORMATION DES ORGANISMES.

Par MM. EDMOND PERRIER et CHARLES GRAVIER

I

HISTORIQUE. — DÉFINITIONS

Objet et limites du mémoire. — Le sujet que nous nous proposons de traiter ici est d'une importance primordiale, parce qu'il touche à toutes les branches de l'embryogénie, qu'il intervient également à un haut degré dans les modifications que les formes extérieures et l'organisation des êtres vivants, animaux ou végétaux, ont subies, enfin, qu'il a été l'origine de procédés évolutifs en tête desquels il faut placer l'apparition de la génération sexuée elle-même.

La considération de ce que nous appelons la tachygénèse introduit tout au moins dans la science, nous espérons le démontrer, un moyen de coordonner scientifiquement et méthodiquement les phénomènes embryogéniques, de les enchaîner les uns aux autres dans un ordre déterminé et rigoureux duquel les explications jaillissent, pour ainsi dire, comme d'elles-mêmes, et de préciser nettement la valeur des documents que l'embryogénie fournit à la recherche des enchaînements généalogiques des formes vivantes.

Nous n'avons pas l'intention de réunir ici tous les faits qui relèvent d'une aussi vaste discipline; il serait nécessaire, pour cela, de reprendre à peu près tout ce qui a été écrit sur l'embryogénie, de coordonner autrement toutes les données qui ont été recueillies, de critiquer d'un nouveau point de vue toutes les conclusions qui ont été tirées de leur coordination partielle, pour en élaguer une bonne part et assigner aux autres la place réelle qu'elles doivent occuper dans l'édifice embryogénique méthodiquement reconstruit. Nous nous sommes simplement efforcés de rassembler dans des chapitres distincts, les faits les plus significatifs qui correspondent aux diverses faces sous lesquelles cette grande question de la tachygénèse peut être considérée; nous avons espéré construire ainsi une trame sur laquelle chacun pourra facilement placer les faits analogues que nous avons dû négliger, pour laisser plus nettement apparentes les grandes lignes de notre sujet.

Insuffisance des essais de groupement des phénomènes embryogéniques tentés jusqu'ici; impropriété et caractère artificiel des termes cénogénie et palingénie, embryogénie condensée et dilatée. — Tous les embryogénistes savent que les phénomènes de développement s'accomplissent d'une façon fort différente chez des animaux voisins, non seulement lorsque les conditions de développement sont elles-mêmes différentes, comme chez les *Palæmonetes* d'eau douce et les *Palæmonetes* marins [Boas, Giard (1)], l'*Alphæus heterocheles* et l'*Alphæus Saulcyi* [W.K. Brooks et F. H. Herrick (2)], mais aussi lorsqu'elles sont en apparence identiques, comme on le voit, par exemple, chez les diverses espèces de *Balanoglossus* [Bate-

(1) Boas, *Ueber den ungleichen Entwicklungsgang der Salzwasser und der Suesswasserform von Palæmonetes varians* (Zool. Jahrbuch, t. IV, 1889, p. 793-884). — A. Giard, *De l'influence de l'éthologie de l'adulte sur l'ontogénie du Palæmonetes varians Leach* (C. R. de la Soc. de biol., 9e série, t. I, 1889, p. 326-328).

(2) W. K. Brooks and F. H. Herrick, *The Embryology and Metamorphosis of the Macroura* (Johns Hopk. Univ. Circul., vol. XI, 1892, n° 97, p. 65-71).

son, Spengel, Morgan (1)], et chez divers groupes de Tuniciers [*Diplosomoïdes Lacazii*, Lahille (2)], etc.

Ces différences ont été relevées depuis longtemps, et des mots ont été créés pour opposer les uns aux autres les cas où elles étaient en quelque sorte poussées à l'extrême. Hæckel (3), en effet, distingue deux formes d'ontogénie :

1° La *palingénie* (de παλιγγενεσία, ας, renaissance, retour à une nouvelle vie, rétablissement d'une chose dans son état primitif), dans laquelle les formes revêtues successivement par la série des ancêtres sont reconnaissables au cours du développement de l'être considéré; ce serait le résumé ontogénique ou la courte récapitulation de l'histoire de la forme ancestrale;

2° La *cénogénie* (de καινός, nouveau, récent), dans laquelle le développement palingénésique est masqué, à une époque plus ou moins précoce, par une adaptation secondaire à des conditions spéciales d'existence de l'embryon ou de la larve et qui ne serait pas héritée de la série des ancêtres (4).

Chez l'Homme, Hæckel considère comme processus palin-

(1) W. Bateson, *The early stages in the Development of Balanoglossus sp. ind.* (Quarterly Journ. of Microsc. science, 1884, vol. XXIV, p. 207-235, pl. XVIII-XXI). — *The later stages in the Development of Balanoglossus Kovalevskyi with a suggestion on the Affinities of the Enteropneusta* (Quarterly Journ. of microsc. Science, 1875, vol. XXV, Suppl., p. 81-122, pl. IV-IX). — *Continued Account of the later stages in the Development of Balanoglossus Kovalevskyi, and of the Morphology of the Enteropneusta* (Quarterly Journ. of microsc. Science, 1886, vol. XXVI, p. 512-533, pl. XXVIII-XXXIII). — T. H. Morgan, *The Development of Balanoglossus* (Journ. of Morphology, 1894, vol. IX, p. 1-86, pl. I-VI). — J. W. Spengel, *Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte* (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, XVIIIe Monographie, 1893, 758 p., 37 pl.).

(2) F. Lahille, *Recherches sur les Tuniciers des côtes de France* (Toulouse, 1890, 328 p., 176 fig.)

(3) E. Hæckel, *Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere* (Jenaische Zeitsch. für Narturwiss., 1875, Bd IX, p. 402-508, Taf. XIX-XXV).

(4) « Von diesem kritischen Gesichtspunkte aus betrachtet wird die gesammte Ontogenie in zwei verschiedene Haupttheile zerfallen; erstens *Palingenie* oder « Auszugsgeschichte » und zweitens *Cenogenie* oder « Fälschungsgeschichte ». Die erstere ist der wahre ontogenetische Auszug oder die kurze Recapitulation der alten Stammesgeschichte; die letztere ist gerade umgekehrt eine neuere, fremde Zuthat, eine Fälschung oder Verdeckung jenes Auszuges der Phylogenie. » (*Loc. cit.*, p. 409.)

génésiques transmis par hérédité : la séparation des deux feuillets primaires, la présence d'une corde dorsale entre la moelle épinière et le tube digestif, la formation du crâne primitif cartilagineux, des reins primitifs, des vésicules cérébrales primitives, etc. ; et comme processus cénogénésiques dus à l'adaptation aux conditions d'existence de l'œuf et de l'embryon : la formation du vitellus nutritif et des enveloppes de l'œuf, de l'amnios et de l'allantoïde, la fermeture tardive de la paroi du ventre et de celle de l'intestin, etc.

Chez les Crustacés, Hæckel rapporte à la palingénie : la constance de la forme Nauplius dans le développement des divers ordres de cette classe d'animaux, l'œil frontal impair, les trois paires de pattes natatoires, etc., et à la cénogénie : la segmentation partielle et la formation d'un vitellus nutritif chez la plupart d'entre eux, la courbure de l'embryon à l'intérieur de l'œuf, la production de ces formes larvaires si particulières, qui n'ont rien à faire avec les formes ancestrales et sont uniquement dues au combat pour la vie, que les larves dont l'existence est indépendante ont à soutenir, etc.

Hæckel avait déjà indiqué en 1874 la différence entre la palingénie et la cénogénie (1), quoique ces deux dénominations n'aient été créées qu'en 1875.

Pour la morphologie générale et surtout pour la phylogénie, la palingénie a une tout autre importance que la cénogénie; en revanche, celle-ci offre plus d'intérêt au point de vue physiologique que la palingénie.

Giard (2) a de même distingué d'abord sous le nom

(1) « Die Keimform wiederholt durch Vererbung die entsprechende Stammform », formule de la palingénie. « Die Keimform hat sich durch Anpassung von der entsprechenden Stammform entfernt », formule de la cénogénie (E. Hæckel, *Anthropogenie oder Entwickelungsgeschichte des Menschen*, 1874, p. 626).

(2) A. Giard, *Particularités de reproduction de certains Échinodermes en rapport avec l'éthologie de ces animaux* (Bull. scient. du département du Nord, 1878). Les mots « embryogénie condensée » ont été imprimés pour la première fois à propos de la suppression de la queue des larves chez certaines Molgules, dans les *Notes sur quelques points de l'embryogénie des Ascidies* (Association française pour l'avancement des Sciences, 1874, Congrès de Lille) où il est question du développement d'une Molgule, exposé

d'*embryogénies condensées* les modes directs de développement, et il a été ainsi amené à leur opposer des *embryogénies dilatées* comme une sorte de contre-partie toute naturelle.

Une première remarque à faire, relativement à ces divisions, c'est que les deux catégories distinguées par Hæckel ne sont pas équivalentes; celles de Giard, pas davantage.

La palingénie de Hæckel comprend les types d'embryogénie définis par la loi de Serres, suivant laquelle l'embryogénie d'un animal ne serait que la répétition rapide de ses formes ancestrales; dans la cénogénie, s'accumulent indifféremment toutes les embryogénies déformées, en quelque sorte, toutes celles dont les processus palingénésiques sont troublés par des phénomènes secondaires, quels qu'ils soient.

Dans le système de Giard, les embryogénies condensées sont celles où le développement est direct ou à peu près; les embryogénies dilatées sont toutes les autres, quelle que soit la raison de la route plus longue suivie par le développement.

Cela suffit à indiquer que ces dénominations ne correspondent à aucune conception générale des causes modificatrices des phénomènes d'embryogénie, à aucune coordination graduelle et scientifique de ces phénomènes. La palingénie réunit un ensemble de cas qui présentent cette caractéristique commune de reproduire d'une manière plus ou moins abrégée l'histoire de la forme ancestrale; les embryogénies dilatées de Giard, dans lesquelles cette histoire est parcourue d'une façon particulièrement lente mais peut aussi être altérée par des interpolations diverses sans lien avec elle, rentrent en partie dans cette catégorie, mais ressortissent à l'autre le plus souvent. Entre la cénogénie et les embryogénies condensées, la concordance n'est pas plus

en détail dans la *Deuxième Étude critique des travaux d'embryogénie relatifs à la parenté des Tuniciers et des Vertébrés* (Archives de Zoologie expérimentale et générale, t. I, 1872, p. 397-428). — *Sur le developpement comparé des types marins et d'eau douce* (Rev. scient., 3e série, 1889, n° 21, p. 649). — *Sur la formation des organes par enterocœlie et par schizocœlie. Signification de ces processus* (C. R. de l'Acad. des Sc., 13 janv. 1890).

grande qu'entre la palingénie et les embryogénies dilatées. Quoi qu'il en soit, la cénogénie, au sens où l'a entendue Hæckel, ne peut en aucune façon être assimilée à la tachygenèse, telle qu'elle sera définie plus loin, et les embryogénies condensées de Giard n'en représentent que les conséquences extrêmes.

Les nomenclatures de Hæckel et de Giard, sans être opposées, ne sont donc pas superposables; elles sont par cela même insuffisantes. Cette insuffisance tient surtout à ce que Hæckel et Giard ont voulu classer des phénomènes nombreux qui s'enchaînent d'une manière continue en deux catégories opposées, mais dont ils ne définissaient nettement qu'une seule. Or, la catégorie bien définie par chacun de ces savants comprend justement les cas extrêmes de la catégorie que l'autre ne définit que par exclusion; il en résulte que les phénomènes réunis par l'un d'eux dans la catégorie définie par exclusion sont répartis par l'autre entre ses deux catégories opposées. Un tel état de choses, une pareille opposition apparente entre des phénomènes en réalité continus interdisent tout essai d'explication, alors même que la continuité des phénomènes ainsi violemment séparés serait admise même par ceux qui ont opéré leur disjonction.

Sans doute on a toujours considéré ces classifications utiles à un certain moment, comme éminemment provisoires; mais on s'en contente faute de mieux, sans s'apercevoir qu'elles faussent, rendent impossible ou stérilisent l'interprétation des phénomènes embryogéniques; nous proposons de les remplacer par une méthode plus précise, dont l'un de nous (1) a fait l'épreuve. Cette méthode consiste simplement à tenter de grouper les faits dans l'ordre même de leur dérivation et à préparer ainsi leur explication. Il est nécessaire pour cela de bien établir quels sont les phénomènes initiaux de l'embryogénie, d'ordonner les autres suivant le degré d'écart qu'ils présentent relativement à ces

(1) Edmond Perrier, *Traité de Zoologie*.

phénomènes initiaux et de chercher si quelque règle générale se dégage de cette coordination.

Loi de Serres; embryogénies normales ou patrogénies: leurs caractères. — Tous les embryogénistes sont d'accord sur les phénomènes initiaux de l'embryogénie. En traduisant dans le langage transformiste la proposition d'Étienne Geoffroy Saint-Hilaire et de Serres (1) : « *L'organogénie humaine est une anatomie comparée transitoire, comme à son tour l'anatomie comparée est l'état fixe et permanent de l'organogénie de l'homme* (2); » on peut dire avec Fritz Müller (3) et Hæckel que l'*ontogénie d'un organisme n'est qu'une répétition abrégée de sa généalogie.* On remarquera que déjà les mots *embryogénie dilatée* sont en contradiction formelle avec cette proposition. Une ontogénie étant, par essence, la répétition *accélérée* des formes qu'ont traversées les ancêtres de l'organisme considéré, on ne peut comprendre comment elle peut être dilatée; le mot est malheureux et doit être abandonné.

(1) « ... On voit d'abord la forme transitoire des embryons supérieurs revêtir fugitivement et en passant les attributs organiques et permanents des animaux inférieurs; de plus, l'organisation permanente de ces derniers dessine dans ses degrés successifs de perfection toutes les phases embryonnaires de celui d'entre eux qui se rapproche le plus du dernier des vertébrés; de sorte que, pour eux aussi, les coupes diverses de leur zoologie ne sont en quelque sorte que l'échelle graduée de leur organogénie » (E.-R.-A. Serres, *Précis d'anatomie transcendante appliquée à la physiologie*, 1842, t. I, p. 19).

(2) E.-R.-A. Serres (*Loc. cit.*, p. 90). Dix ans auparavant (*Recherches d'anatomie transcendante et pathologique. Théorie des formations et des déformations organiques, appliquées à l'anatomie de Ritta-Christina et de la duplicité monstrueuse* (Paris, 1832, p. 9), Serres avait exprimé le même principe sous cette forme : « L'embryogénie de l'homme reproduit ainsi d'une manière transitoire et passagère, l'organisation fixe et permanente des êtres qui occupent les divers degrés de l'échelle animale. »

(3) F. Müller, *Für Darwin*, 1864 (Trad. F. Debray, *Bull. scient. du département du Nord et des pays voisins*, 2[e] série, 5[e] année, 1882, p. 354-382, 418-462; 1883, p. 10-47). « L'histoire ancestrale de l'espèce sera conservée dans l'histoire de son développement, d'autant plus complètement que la succession des stades de jeunesse qu'elle parcourt d'un pas uniforme sera plus longue, et d'une façon d'autant plus fidèle que la manière de vivre des jeunes s'éloignera moins de celle des adultes, que les caractères des stades particuliers de jeunesse paraîtront moins résulter soit d'un transport d'une époque postérieure à une époque antérieure de la vie, soit d'une acquisition indépendante. » (*Loc. cit.*, p. 35.)

Il y a d'ailleurs peu d'ontogénies reproduisant fidèlement la succession des types ancestraux qui ont précédé celui qu'elles tendent à réaliser. Une telle ontogénie, si elle existait pour une espèce donnée, serait l'ontogénie à laquelle il faudrait comparer toutes celles de la même série généalogique, pour savoir dans quelle mesure elles ont été modifiées; aussi devrait-elle être considérée comme l'*ontogénie normale* ou *patrogénique* (de πατήρ, τρός père; γεννάω engendrer) (1) ; ce serait essentiellement la *palingénie* de Hæckel; mais ce dernier mot est mal défini, car il laisse supposer que dans ce type d'ontogénie les formes anciennes sont seules reproduites, les formes récentes appartenant à la *cénogénie*, et, d'autre part, nous ne savons pas à quel moment, dans le système de Hæckel, une ontogénie cesse d'être une *palingénie* pour devenir une *cénogénie*.

L'*ontogénie normale* ou *patrogénique* est au contraire facile à définir : c'est celle où toutes les formes ancestrales sont reproduites dans l'ordre chronologique de leur succession. Nous le répétons, une telle ontogénie est un type idéal primitif qui n'a probablement jamais été rigoureusement conservé, et comme la paléontologie ne nous a pas davantage révélé les restes des formes ancestrales de chaque espèce, il semble au premier abord illusoire de rechercher quel a pu être dans chaque groupe zoologique ou botanique, le type embryogénique normal, le type patrogénique.

L'examen des faits montre que le problème peut être cependant serré de plus près qu'on ne pourrait le supposer *a priori*. Il est, en effet, tout d'abord évident que la loi de Serres n'aurait jamais été énoncée si des phénomènes de patrogénie n'avaient caractérisé d'une manière évidente un grand nombre d'ontogénies. Il est donc permis de se demander quelles sont, parmi ces ontogénies, les plus primitives. Une première remarque restreint tout d'abord les recherches. Une ontogénie véritablement patrogénique ne reproduit

(1) E. Perrier, *Rapport sur le prix Serres* (C. R. de l'Acad. des Sc., t. CXXIII, 1896, p. 1151-1159.

qu'une série de formes ancestrales adultes, ayant mené une vie indépendante ; il est donc évident que toutes les formes embryonnaires dont elle est composée doivent être susceptibles de se mouvoir et de se procurer elles-mêmes leur nourriture.

Les ontogénies dans lesquelles l'embryon éclot d'une façon précoce et où tout le reste du développement s'accomplit en liberté, sont donc les seules parmi lesquelles on ait chance de rencontrer le type normal de chaque groupe, s'il existe. Or, de telles ontogénies sont fréquentes ; de plus elles ne sont pas réparties d'une façon quelconque et l'on peut énoncer cette règle :

« *Dans chacune des grandes séries du Règne animal, ordonnées suivant la complication croissante des organismes qu'elles contiennent, les types inférieurs ont, en général, une éclosion précoce et des formes embryonnaires libres et actives.* »

Les espèces lacustres et les espèces terrestres étant des formes terminales de séries marines, où, comme nous le verrons, l'ontogénie a presque toujours été modifiée, c'est surtout, mais non exclusivement cependant, parmi les animaux marins que ces ontogénies à embryons toujours libres et actifs se rencontrent. La règle, d'autre part, n'a une signification importante que si les séries dont il s'agit sont bien de véritables *séries naturelles*, des séries en quelque sorte généalogiques, dont tous les membres peuvent être considérés comme issus les uns des autres ou de parents communs ; alors, l'ordre dans lequel ils sont disposés dans la série représente l'ordre même de leur descendance.

Comme le pensait déjà Cuvier, mais pour d'autres motifs, l'anatomie comparée et la paléontologie doivent fournir les seules bases de ces séries. Puisque l'ontogénie d'un animal n'est que sa généalogie abrégée, c'est, avant tout, dans la généalogie de chaque forme, dont les bases sont fournies par l'anatomie comparée et la paléontologie, que l'embryogénie doit chercher ses explications ; la faire intervenir dans la constitution des séries naturelles du Règne animal, ce serait s'exposer à tous les cercles vicieux, et prétendre, comme

on le fait implicitement d'une manière générale, comme l'ont fait tous ceux qui ont tenté des classifications embryogéniques, comme les naturalistes de valeur l'ont fait parfois explicitement, fonder l'anatomie comparée sur l'embryogénie (1), c'est prendre les choses à rebours et renoncer d'avance à toute explication des formes vivantes basée sur l'hérédité. Enfin, ces séries doivent être complètes et non pas arbitrairement coupées comme sont, par exemple, toutes celles des classifications qui opposent les Vertébrés aux Invertébrés, d'où ils dérivent si manifestement ; elles doivent commencer par des formes simples, facilement explicables, à partir desquelles l'organisation se complique, — sauf les cas de dégradation qui doivent être eux-mêmes élucidés — et non par des formes complexes et inexpliquées, comme toutes les séries qu'on a essayé de construire autour de prétendus types plus ou moins arbitrairement choisis.

Ces séries généalogiques se réduisent à cinq, comprenant :

1° Les Protozoaires.

2° Les Éponges.

3° Les Polypes (Hydroméduses, Acalèphes, Coralliaires).

4° Les Arthropodes (Acères, Cératophores).

5° Les Néphridiés (Lophostomés, Monomérides, Annelés, Plathelminthes, Cténophores, Entéropneustes, Échinodermes, Mollusques, Provertébrés, Tuniciers, Vertébrés).

Laissant de côté les Protozoaires unicellulaires ou homocystiques, c'est-à-dire formés par l'association d'éléments tous semblables entre eux (*Monobia*, *Myxastrum*, *Dinobryon*, *Protospongia*, *Epistylis*, *Carchesium*, *Zoothamnium*, etc.), nous voyons les Éponges calcaires et les Hydroméduses nager dès l'état de *blastula*; les Hydroméduses ne constituer d'abord que le premier rameau de leur corps et produire ensuite les autres successivement; parmi les Arthropodes, les plus anciens des Acères, les Trilobites, former presque tous leurs segments un à un après la

(1) L. Roule, *L'anatomie comparée des animaux basée sur l'embryogénie* (Paris, 1898. Masson et Cie, édit., 2 vol.).

naissance et actuellement tous les Crustacés inférieurs ou Entomostracés, les Nébaliidés, quelques Schizopodes (*Euphausia*), et les Décapodes primitifs (*Penæus*) naître à l'état de *nauplius*. De même, les Lophostomés et les Polychètes errants, les Géphyriens armés, les Entéropneustes, les Échinodermes naissent soit à l'état de trochosphère (ou trochophore), soit à un état voisin qui se retrouve même chez les Mollusques primitifs tels que les Chitons.

Il y a donc déjà une présomption que tous ces animaux présentent une ontogénie rapprochée de l'ontogénie normale ou patrogénique.

Embryogénies adaptatives ou armozogénies; armozogénies libres et patrogénies. — Se développer librement et rechercher soi-même sa nourriture sont des conditions *nécessaires* que doivent remplir les formes embryonnaires successives d'un même animal pour constituer une ontogénie patrogénique. Mais ces conditions ne sont pas *suffisantes* pour donner aux embryons qui les présentent un caractère ancestral. Certains embryons libres — cela arrive surtout chez ceux qui mènent une existence pélagique — présentent soit une forme du corps tout à fait inutile pour conduire de la forme initiale à la forme définitive [*Pilidium* des Némertes (fig. 1), *Tornaria* des Balanoglosses (fig. 2 et 3), *Bipinnaria* des Étoiles de mer (fig. 4), etc.], soit des organes tout à fait transitoires qui ne servent qu'à l'embryon, pendant une certaine période de son existence,

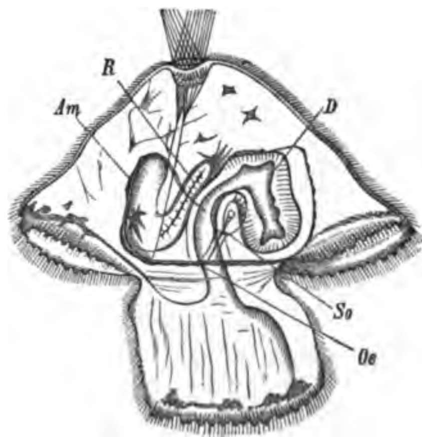


Fig. 1. — *Pilidium* très avancé dans son développement, avec une touffe apicale de cils, et présentant dans son intérieur la Némerte. — *Oe*, œsophage ; *D*, tube digestif ; *Am*, enveloppe amniotique ; *R*, ébauche de la trompe de la Némerte ; *So*, organe latéral (d'après Bütschli).

pour disparaître ensuite [bras des *Brachiolaria* des Étoiles

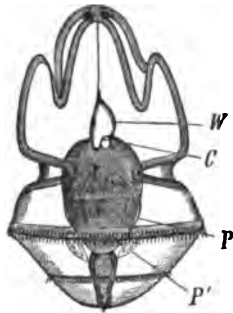


Fig. 2. — *Tornaria*, larve de *Balanoglossus*, vue par la face dorsale (d'après Metschnikoff). — *C*, cœur ; *W*, ébauche de l'appareil aquifère ; *P* et *P'*, sacs péritonéaux.



Fig. 3. — *Tornaria* vue de profil (d'après Metschnikoff). — O, bouche; *A*, anus ; *S*, pôle apical ; *W*, ébauche de l'appareil aquifère.

de mer, des *Pluteus* des Oursins et des Ophiures (fig. 5 et 6),

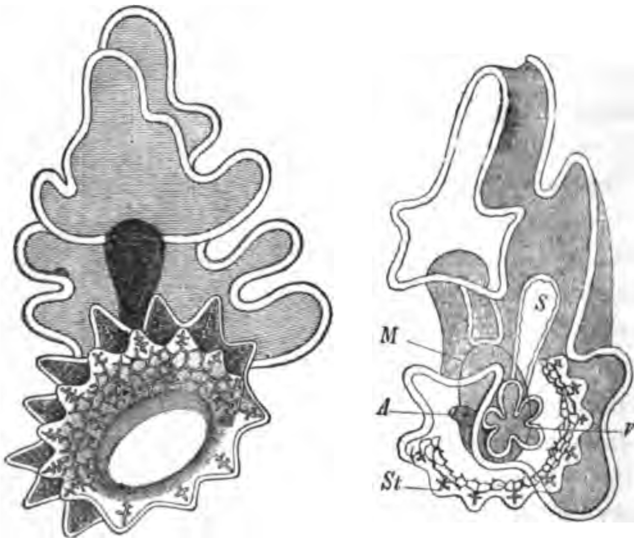


Fig. 4. — Larves *Bipinnaria* d'une Étoile de mer (d'après J. Müller). — A droite, larve jeune ; *M*, estomac ; *A*, anus ; *V*, rosette ambulacraire avec le canal cilié s'ouvrant dans le pore dorsal ; *S*, tube hydrophore ; *St*, première ébauche du squelette. — A gauche, larve plus âgée avec la partie marginale de l'Étoile de mer complètement fermée.

des larves de certaines Planaires (*Eurylepta*)], et qui peuvent

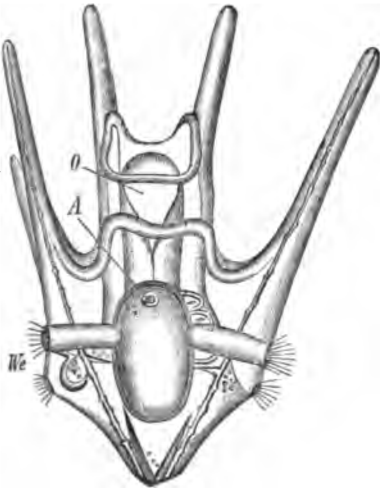


Fig. 5. — Larve *Pluteus* de *Strongylocentrotus lividus* vue par la face ventrale. — *We*, épaulettes ciliées; *O*, bouche; *A*, anus (d'après E. Metschnikoff).

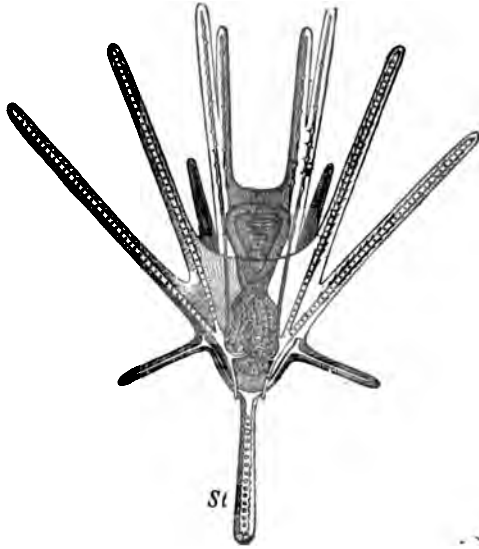


Fig. 6. — Larve *Pluteus* d'un Spatangide avec le bâtonnet apical *St* (d'après J. Müller).

indifféremment, dans les espèces voisines, prendre un grand développement ou manquer tout à fait, de sorte que l'aspect de l'embryon change complètement (comparer les embryons du type *Brachiolaria* de l'*Asterias Forbesi* avec les embryons à développement direct de l'*Asterias spirabilis*). De tels embryons peuvent fort bien ne pas représenter des formes ancestrales.

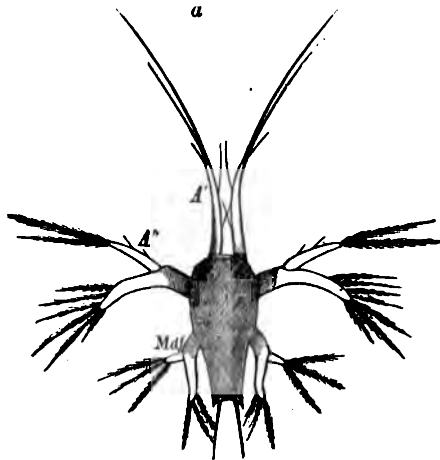


Fig. 7. — Stade *Nauplius* de *Penæus* vu par la face dorsale. — *A'* et *A"*, antennules et antennes; *Mdf*, mandibule (d'après Fr. Müller).

Bien que les embryons des formes dont les ancêtres ont successivement mené plusieurs genres de vie, possèdent souvent des organes

transitoires externes qui sont parfaitement ancestraux (le *velum* des larves de Gastéropodes et de Lamellibranches, par exemple), il y a cependant des cas où ces organes transitoires de l'embryon résultent d'une adaptation momentanée de celui-ci à des conditions d'existence qui lui sont propres,

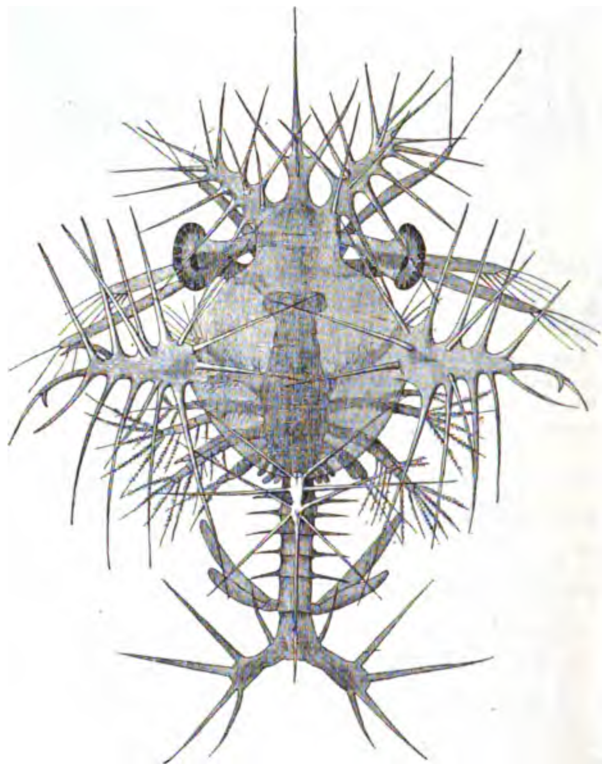


Fig. 8. — Larve *Elaphocaris* d'un *Sergestes*. — Les épines secondaires sont ordinairement moins nombreuses; leur nombre varie suivant les espèces (d'après S. Bate).

que les ancêtres n'ont jamais subies (cénogénie de Hæckel). Ces organes n'ont pas plus été représentés chez les ancêtres adultes de ces animaux que le placenta des embryons des Mammifères ou leur cordon ombilical ne l'étaient chez les précurseurs de ces Vertébrés; ils modifient momentanément l'aspect de l'embryon sans influer sur son évolution ultérieure ; ils allongent la route que l'embryon devrait suivre

dans une ontogénie patrogénique pour arriver à l'état adulte, et c'est dans ce cas qu'il serait quelquefois possible de parler, avec M. Giard, d'une *embryogénie dilatée*; malheureusement, des organes dus à ce même processus viennent, comme le placenta des Mammifères justement, s'annexer à des embryons dont le développement est cependant très « *condensé* », quand on ne considère que les parties utilisées pour la formation du corps de l'adulte. Ce sont là, en réalité, si l'on veut employer une dénomination exacte, des *ontogénies adaptatives*, ou, si l'on veut se servir d'un mot unique, des *armozogénies* (1), et l'on en peut distinguer de deux sortes : les *armozogénies libres* ou *cinotrophiques*, dans lesquelles l'embryon est libre et actif, et les *armozogénies ootrophiques*, où l'embryon évolue sous les enveloppes de l'œuf. Les premières seraient seules susceptibles d'être confondues avec des *patrogénies*.

Les patrogénies cinotrophiques peuvent être naturellement aussi variées que les conditions d'existence des embryons ou des larves; elles sont caractérisées par l'apparition d'organes défensifs [épines des *Nauplius* (fig. 7), des embryons du type *Elaphocaris* (fig. 8), des *Sergestes*, des *Zoë* (fig. 9), des Porcellanes et des Crabes], par des caractères mimétiques comme la transparence du corps et la bizarrerie de ses formes chez les embryons pélagiques [*Phyllosoma* des PALINURIDÆ (fig. 10), trochosphère des *Polygordius* (fig. 11), *Pilidium* des Némertes (fig. 1), *Actinotrocha* des *Phoronis*

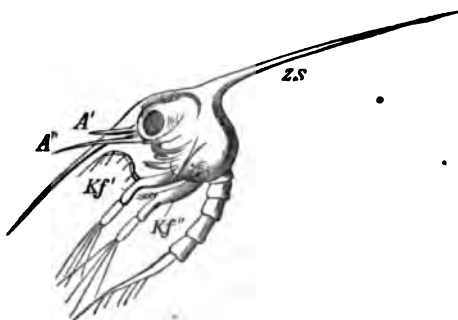


Fig. 9. — Larve *Zoë* d'un Crabe (*Thia*) après la première mue. — *A'*, antennule; *A"*, antenne; *ZS*, pointe dorsale; *Kf'* et *Kf"*, les deux paires de pattes fourchues, correspondant à la première et à la seconde paire de pattes-mâchoires.

(1) De ἁρμόζω, adapter; γεννάω, engendrer. — E. Perrier, *Rapport sur le prix Serres* (C. R. de l'Acad. des Sc., t. CXXIII, 1896, p. 1151-1159).

(fig. 12), *Tornaria* des *Balanoglossus* (fig. 2 et 3), *Brachiolaria* et

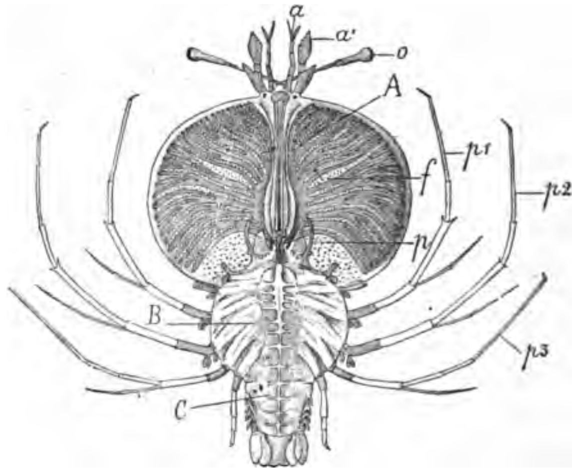


Fig. 10. — Larve *Phyllosome* de *Scyllarus*. — *a*, antennules ; *a'*, antennes déjà transformées en écailles ; *o*, pédoncule oculaire ; *f*, foie ; p_1, p_2, p_3, les deuxième, troisième, quatrième pattes thoraciques ; *p*, second maxillipède ; le premier et le dernier maxillipèdes sont brisés ; la cinquième patte thoracique est simple et petite ; *A*, céphalon ; *B*, péréion ; *C*, abdomen réduit avec des rudiments de pléopodes (d'après S. Bate).

Bipinnaria des Étoiles de mer (fig. 4) ; *Pluteus* des Ophiures

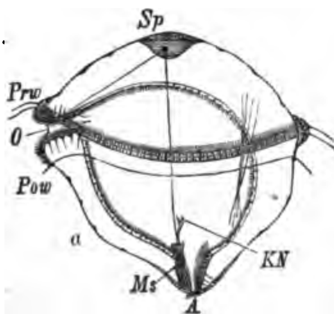


Fig. 11. — Trochosphère, larve de *Polygordius* (d'après B. Hatschek). — *O*, bouche ; *A*, anus ; *KN*, rein céphalique ; *Ms*, mésoderme ; *Sp*, plaque apicale ; *Prw*, couronne ciliée préorale ; *Pow*, couronne ciliée postorale.

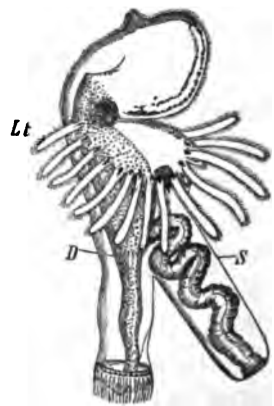


Fig. 12. — *Actinotrocha*, larve de *Phoronis*. — *S*, portion inférieure du corps ; *D*, tube digestif ; *Lt*, tentacules larvaires.

et des Oursins (fig. 5 et 6), etc.] ; par des dégradations para-

sitaires comme on le voit si souvent chez les larves d'Insectes ; enfin par la formation d'annexes protectrices, mais ces dernières se rencontrent surtout chez des formes dont le développement n'est pas libre et qui n'appartiennent pas, en conséquence, au cadre des ontogénies patrogéniques. Par cela même qu'elles sont caractérisées par des modifications temporaires et pour ainsi dire accidentelles de l'embryon, les ontogénies adaptatives n'ont qu'une importance secondaire. Leur coexistence avec les caractères essentiels à réaliser chez l'animal adulte, révèle simplement, chez l'embryon, la permanence de certaines forces ou de certains agencements matériels qui le conduisent à un but déterminé, malgré les déformations que peuvent lui imposer les circonstances dans lesquelles il se développe. Ce sont ces forces ou ces agencements matériels permanents qui constituent, en somme, ce que nous nommons l'*hérédité*.

Définition de la tachygénèse ; accélération embryogénique. — Il est difficile de caractériser d'une manière générale les modifications adaptatives des embryons, en raison de leur polymorphisme même ; mais on les reconnaît assez bien à la liaison intime qu'elles présentent avec les conditions d'existence de l'embryon, et aussi à leur peu de constance dans les espèces d'un même groupe. Quand on les a écartées, on constate, entre les ontogénies libres ou *ontogénies cinotrophiques* (de κινέω, se mouvoir, τροφή,ης, nourriture) des animaux d'une même série, des différences d'un autre ordre qui ont une importance toute particulière ; ces ontogénies cinotrophiques, en effet, se relient graduellement aux ontogénies dans lesquelles l'embryon captif dans les enveloppes de l'œuf, incapable de mouvements étendus, se nourrit simplement, jusqu'à la complète formation de son corps, des réserves accumulées dans l'œuf (*ontogénies ootrophiques*). Les différences en question résident essentiellement dans la rapidité croissante avec laquelle s'accomplissent la segmentation de l'œuf, la différenciation de l'exoderme, de l'entoderme et du mésoderme, la formation des mérides

constitutifs du corps, celle des différents organes ou systèmes d'organes, de telle sorte que, *dans chaque classe du Règne animal*, par exemple, *on pourra déterminer une ontogénie cinotrophique présentant le maximum de lenteur*, *qui se rencontrera*, *en général*, *dans les formes inférieures de la classe*, *sera la plus rapprochée de l'ontogénie patrogénique ou normale des formes primitives du même groupe*, *et à partir de laquelle toutes les autres pourront être disposées suivant l'ordre de rapidité croissante de formation des diverses parties du corps*.

Nous ne saurions trop le faire remarquer, la proposition que nous venons d'énoncer n'est ni une hypothèse, ni une abstraction; elle est essentiellement *concrète*; c'est l'expression d'un fait dont pourront se rendre compte tous les naturalistes familiers avec l'embryogénie générale. L'un de nous (1) a pu grouper sans difficulté, d'après cette méthode, tous les faits embryogéniques essentiels, relatifs à chaque classe du Règne animal.

Dans toutes les classes du Règne animal, il existe donc une cause ou un ensemble de causes accélératrices des phénomènes embryogéniques.

A cette cause ou à cet ensemble de causes pour le moment incomplètement connues, nous donnons le nom de *tachygenèse* (de ταχύς, rapide) et aux résultats de l'*accélération embryogénique* qu'elle produit celui de *tachygénies*. Les *embryogénies condensées* de Giard ne sont pour la plupart que des tachygénies poussées à un degré suffisant pour faire un contraste frappant avec les ontogénies cinotrophiques les plus lentes. Tandis que les expressions *cénogénies*, *embryogénies condensées* font naître dans l'esprit et expriment incontestablement l'idée d'une opposition aux *palingénies* dans le système de Hæckel, aux *embryogénies dilatées* dans celui de Giard, la tachygénèse doit être entendue comme une

(1) Edmond Perrier, *Traité de Zoologie*, p. 175, 567, 615, 652, 670, 740, 831, 957, 1091, 1206, 1398, 1456, 1479, 1521, 1603, 1708, 1755, 1788, 1832, 1880, 1909, 1924, 2058, 2243, 2563, etc.

force sans cesse agissante, ayant déterminé, à partir des ontogénies patrogéniques, une série continue d'ontogénies de plus en plus accélérées, dont les résultats, quels qu'ils soient, sont désignés sous le nom de tachygénies. Cette conception a pour conséquence la substitution à une classification arbitraire, disjonctive, superficielle, inféconde et toute d'opposition des phénomènes d'embryogénie, d'une méthode générale de coordination permettant de faire ressortir, par une sériation continue, les liens que présentent entre elles les ontogénies des animaux d'une même série généalogique; de déterminer les transformations que subit le mode de développement des parties du corps et des organes à mesure que l'action de la tachygénèse devient plus intense; de relier entre eux nombre de phénomènes qui semblaient isolés; de mettre en évidence la véritable nature de beaucoup de faits mal interprétés et de préparer ainsi, d'une manière en quelque sorte méthodique et continue, une solution de plus en plus approchée des problèmes embryogéniques; c'est, en fait, le but vers lequel doit tendre toute méthode vraiment scientifique.

La tachygénèse, mode constant d'action de l'hérédité.— Quelle que soit sa nature, la tachygénèse doit être considérée comme une des qualités de l'hérédité ou, si l'on aime mieux, comme une des conditions, suivant lesquelles s'exerce l'action de cet ensemble plus général de causes mal connues, mais certainement déterminables, au moins en partie, auxquelles nous donnons ce nom d'*hérédité*. En fait, l'*hérédité est la propriété que possèdent les substances protoplasmiques des éléments reproducteurs, de se substituer aux causes de modification qui ont agi sur les ancêtres de l'organisme auquel ces éléments appartiennent, de manière à reproduire en l'absence de ces causes, les caractères qui leur sont dus*. Aux *causes primitives* qui ont lentement agi pour provoquer l'apparition de certains caractères chez un organisme, l'hérédité substitue, si l'on veut, des *causes actuelles*, les unes extrinsèques, les autres intrinsèques dont le mode de combinaison est dû

sans doute aux causes primitives, mais qui agiront actuellement, indépendamment de celles-ci (1).

L'hérédité établit donc une discordance entre les caractères des organismes et les causes originelles de ces caractères ; elle ne tient plus compte du temps qu'il a fallu à ces causes pour se succéder ou pour agir ; c'est ce qui permet à l'œuf fécondé de reconstituer en quelques semaines l'œuvre d'un grand nombre de siècles, en mettant à l'accomplir un temps variable suivant des conditions nouvelles, parmi lesquelles comptent, sans doute, les conditions d'alimentation des substances protoplasmiques dont il est composé ; mais ces conditions ne sont pas les seules et ne suffiraient pas à expliquer le caractère le plus remarquable de la tachygénèse : la rapidité croissante des phénomènes essentiels de la constitution du corps à mesure que l'organisme s'élève.

Généralité et importance de la tachygénése; la tachygénèse dans le Règne végétal. — La tachygénèse étant un mode d'action de l'hérédité inséparable de l'hérédité elle-même, une de ses propriétés essentielles, pour ainsi dire, doit se rencontrer dans le développement des plantes, aussi bien que dans celui des animaux. C'est, en effet, ce qui a lieu, et son action apparaît même ici avec un relief qui fera comprendre toute son importance. Au point de vue de la reproduction, les plantes ont traversé les étapes suivantes :

1° La reproduction est asexuée.

2° La reproduction sexuée apparaît et, dans des conditions déterminées, se superpose à la reproduction asexuée ; ces deux modes de reproduction demeurent sous l'influence de conditions extérieures (la plupart des Thallophytes).

3° La reproduction sexuée et la reproduction asexuée se

(1) C'est l'erreur de l'école d'embryologistes dite des *causes actuelles* (Yves Delage, *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*. Paris, 1895, p. 771-796), de s'arrêter à ces causes et de ne pas voir que les caractères dont elles déterminent l'apparition dans l'embryon ont été créés tout autrement dans la série de ses ancêtres.

succèdent régulièrement, sans lien immédiat avec les conditions extérieures (Muscinées, Cryptogames vasculaires). Chez les Cryptogames vasculaires, les spores asexuées sont portées par un appareil végétatif volumineux; devenues libres, elles produisent un appareil végétatif de petite taille, mais très grand par rapport à elles, le *prothalle*, sur lequel prennent naissance les éléments sexués. Le même prothalle porte des *archégones* dans lesquelles se forment les éléments femelles, des *anthéridies* où se développent les éléments mâles (Cryptogames vasculaires homosporées).

4° Les spores demeurant identiques entre elles, les archégones et les anthéridies sont produites par des prothalles différents; les prothalles sont sexués, mais demeurent de dimensions normales (certaines Prêles).

5° Les spores productrices de prothalles femelles et les spores productrices de prothalles mâles se différencient; les premières, plus grosses, sont des *macrospores*; les secondes, plus petites, des *microspores*. Les prothalles se réduisent au point de demeurer *inclus* dans la spore qui les a produits; la phase de la végétation sexuée se réduit considérablement. (Cryptogames vasculaires hétérosporées).

6° La macrospore ne quitte plus l'archégone dans lequel elle s'est formée; le prothalle femelle ne quitte plus la spore qui le contient; la fécondation s'accomplit sur le végétal même qui a produit la macrospore.

7° La macrospore cesse de se différencier; il se produit directement dans le macrosporange, qui prend désormais le nom d'*ovule*, un prothalle inclus dit *endosperme* dans lequel les archégones sont réduites à une oosphère couronnée d'une rosette de cellules (*corpuscules*). Le prothalle mâle se compose uniquement de deux cellules qui demeurent incluses dans la microspore désormais dénommée *grain de pollen*; l'anthéridie est réduite à une cellule mère d'anthérozoïdes. *La plante* CRYPTOGAME VASCULAIRE *est devenue une* PHANÉROGAME GYMNOSPERME.

7° L'endosperme se réduit à six cellules complètes et au

double noyau du sac embryonnaire ; il n'y a plus de corpuscules, mais une seule oosphère; le grain de pollen se simplifie lui-même.

La GYMNOSPERME *est devenue* ANGIOSPERME.

8° Enfin le macrosporange lui-même, l'ovule, paraît se réduire, s'arrêter à une période plus ou moins précoce de son développement (LORANTHACÉES et autres INSÉMINÉES de Van Tieghem) (1).

La tachygénèse est ici non seulement évidente, mais encore elle apparaît comme l'ouvrière qui a créé, en somme, les grandes divisions du Règne végétal et qui continue à les modifier. Il est vraisemblable que sous la forme particulière, fréquemment observable chez les animaux ramifiés, et désignée en 1881 par l'un de nous sous le nom d'*accélération métagénésique* (2), elle a tiré les fleurs verticillées des fleurs hélicoïdes, qu'elle a contribué à réduire le nombre des parties de la fleur, transformé les dialypétales en gamopétales, créé l'inflorescence spéciale des Ombellifères et des Composées, limité à un an la durée de la vie de nombreuses Angiospermes, etc.

L'examen attentif des faits permet de constater son intervention aux divers stades du développement des végétaux les plus différents. Ainsi G. Chauveaud (3), étudiant les phases successives du développement du Haricot, a montré que l'accélération de développement s'accentue à mesure qu'on s'éloigne de la racine, qu'avant d'atteindre les cotylédons, on observe la suppression plus ou moins complète du métaxylème, que cette accélération se poursuit dans toutes les parties aériennes, tiges et feuilles.

Par suite, « la structure de la feuille doit être considérée

(1) Ph. van Tieghem, *L'Œuf des plantes considéré comme base de leur classification* (Ann. des Sc. nat., 8e série, Bot., t. XIV, 1901).

(2) Edmond Perrier, *Les colonies animales et la formation des organismes*, p. 276.

(3) G. Chauveaud, *Sur le passage de la structure primaire à la structure secondaire dans le Haricot* (Bull. du Mus. d'hist. natur., 1901, p. 23-26, avec 4 figures).

comme une acquisition plus ou moins tardive dans l'évolution de la plante vasculaire. En la prenant comme point de départ, on ne saurait donc expliquer la constitution de la tige et surtout celle de la racine. »

Chez une monocotylédone, le Trocart (Triglochin), le même botaniste (1) a mis également en évidence l'accélération qui se manifeste dans les premières phases du développement.

En outre, G. Chauveaud (2) observant le passage de la position alterne à la position superposée de l'appareil conducteur dans le cotylédon de l'oignon, a montré que les « diverses phases de ce passage, bien espacées à la base du cotylédon, se raccourcissent au fur et à mesure qu'on s'élève vers son extrémité, et l'accélération devient si grande, que, dès la base de la première feuille, ce sont les vaisseaux centrifuges qui apparaissent les premiers. »

Chez le *Thuia*, le liber est formé, à l'origine, de tubes à parois minces sans aucune différenciation, puis de tubes offrant de petites plages criblées qui conduisent peu à peu aux premiers tubes criblés. Il en est ainsi dans la radicule, dans toutes les radicelles, dans l'axe hypocotylé et dans les cotylédons. G. Chauveaud (3) a fait remarquer qu'à mesure qu'on s'éloigne de la radicule, on observe une réduction progressive qui correspond à une accélération dans le développement; celle-ci se traduit par une différenciation de plus en plus précoce des éléments précurseurs, « de telle sorte qu'au-dessus des cotylédons, les phases primitives du développement du liber paraissent supprimées ».

(1) G. Chauveaud, *Sur le passage de la disposition alterne des éléments libériens et ligneux à leur disposition superposée dans le Trocart* (Triglochin) (Bull. du Mus. d'hist. nat., 1901, p. 124-130, avec 12 figures).

(2) Id., *Passage de la position alterne à la position superposée de l'appareil conducteur, avec destruction des vaisseaux centripètes primitifs, dans le cotylédon de l'Oignon* (*Allium cepa*) (Bull. du Mus. d'hist. nat., 1902, p. 52-60, avec 10 figures).

(3) Id., *Développement des éléments précurseurs des tubes criblés dans le* Thuia orientalis (Bull. du Mus. d'hist. nat., 1902, p. 447-454, avec 6 figures).

Ces quelques exemples, entre tant d'autres que la botanique pourrait fournir, suffisent pour donner une idée de l'importance de l'accélération embryogénique dans le Règne végétal.

La tachygénèse ne modifie donc pas seulement le mode de développement des organismes; elle est susceptible de créer des organismes nouveaux; elle est une cause permanente de modification de ceux-ci, et lorsque Henri Milne-Edwards et d'autres naturalistes se sont demandé si des organismes nouveaux ne pouvaient pas avoir des monstruosités pour origine, ils n'auraient certainement pas répondu négativement à cette question, si la notion de la tachygénèse avait pu se présenter à leur esprit.

Ce qui précède sera justifié par l'étude plus approfondie que nous allons faire de la tachygénèse et de ses effets dans le Règne animal.

II

LA TACHYGÉNÈSE ET LE DÉVELOPPEMENT DES PARTIES CONSTITUTIVES DU CORPS

Constitution fondamentale du corps des animaux; mode de formation patrogénique du corps. — Le corps des Éponges, des Polypes, des Bryozoaires, des Ascidies composées est manifestement formé de parties identiques entre elles, ou tout au moins analogues, qui naissent successivement les unes des autres, comme les rameaux d'une plante, et se placent latéralement par rapport aux parties d'où elles proviennent, avec lesquelles elles font un *angle variable*.

De même, le corps des Arthropodes et celui des Vers annelés sont non moins manifestement composés de parties similaires entre elles, naissant aussi successivement et souvent par la division de celles qui existaient déjà, mais qui, au lieu de se placer latéralement par rapport aux parties préexistantes, se disposent dans la même direction linéaire, ce qui revient à dire qu'elles font avec elles un *angle constant* de 180°. Nous avons proposé une nomenclature uniforme pour désigner les *rameaux* du premier type d'organisme, les *segments* du second et nous leur avons donné le nom de *mérides* (1) qui peut facilement entrer en composition comme dans les expressions *spongioméride*, *hydroméride*, *bryoméride*, *arthroméride*, *trochoméride*, qui conviennent respectivement aux mérides constitutifs des Éponges, des Hydromé-

(1) Hæckel a employé dans un sens plus vague le mot *personne* et, dans un sens plus restreint, les mots *antimère* et *métamère* qui ont le même radical que le mot *méride*, mais ne permettent pas l'isolement de ce radical.

duses, des Bryozoaires, des Arthropodes, des Vers annelés. Quand des mérides demeurent associés, ils constituent un *zoïde*. De même que dans un zoïde, ils peuvent se différencier de manière à faire naître entre les parties de celui-ci une certaine *solidarité*, de même des zoïdes peuvent s'associer à la façon des mérides, et ils constituent alors un *dème*(1). Dans certains dèmes, ceux de quelques Siphonophores, par exemple, des groupements de zoïdes peuvent même se former et acquérir une individualité complète, ce sont alors des *démules*. Les mots zoïdes et dèmes entrent en composition aussi bien que le mot méride et permettent de dire un *coralliozoïde*, un *bryozoïde*, un *coralliodème* ou un *zoanthodème*, un *helminthodème*, un *ascidiodème*, expressions qui, au point de vue morphologique, ont toute la précision et toute la clarté désirables, sans avoir rien cependant de barbare, ni même d'inattendu, puisque certaines d'entre elles ont déjà été employées (Lacaze-Duthiers).

A l'état adulte, il n'existe aucune différence essentielle entre les modes de constitution du corps des animaux appartenant aux groupes que nous venons d'énumérer; il serait par conséquent absurde de supposer que les parties qui les composent n'ont pas la même origine ou présentent, suivant les cas, une signification morphologique différente. Or, chez la plupart des Polypes, des Bryozoaires et des Tuniciers, chez les Arthropodes et chez les Vers annelés inférieurs, cette origine et cette signification morphologique sont très claires. L'œuf forme directement un premier méride, l'*ooméride*. Quand celui-ci est complètement développé, il se constitue à ses dépens un, rarement plusieurs bourgeons destinés respectivement à devenir autant de mérides qui ne sont qu'indirectement issus de l'œuf et que nous appellerons des *blastomérides*. La répétition du bourgeonnement sur les blastomérides de divers ordres, conduit à la formation plus ou moins

(1) Le mot *cormus* de Hæckel s'applique, d'après la définition même, tantôt à des zoïdes, tantôt à des dèmes; ainsi un *cormus* d'Hydres ou de Bryozoaires est un Zoïde; un *cormus* de Coralliaires ou d'Ascidies est un dème.

lente d'un zoïde, qui peut s'élever au rang de dème par la différenciation, le groupement particulier, les adaptations réciproques de ses divers mérides; le dème se trouve alors naturellement scindé en zoïdes dont l'autonomie peut aller jusqu'à la séparation complète et spontanée. Quand les choses se passent ainsi, l'ontogénie peut être considérée comme patrogénique. Il est déjà rare, à la vérité, que la différenciation, le groupement et les adaptations réciproques des mérides qui conduisent à la formation de dèmes s'accomplissent après que les mérides ont revêtu une forme initiale qui se modifie ensuite; les formes spéciales des mérides différenciés et leur groupement sont le plus souvent réalisés d'emblée. Cependant chez un certain nombre de polypes, les mérides reproducteurs ou *gonomérides* ne revêtent leur forme spéciale qu'après avoir acquis d'abord la forme commune à l'ooméride et aux mérides nourriciers ou *gastromérides* (*Eudendrium ramosum, E. capillare*, etc.). Dans d'autres cas, au contraire, le bourgeonnement est accéléré au point de se manifester sur l'ooméride bien avant qu'il n'ait atteint sa forme définitive, parfois même avant son éclosion (voir le paragraphe consacré aux Tuniciers); et ses processus peuvent alors se modifier au point d'avoir créé, chez d'excellents esprits, les plus grandes incertitudes sur la nature des phénomènes qu'ils observaient. A cette accélération du bourgeonnement, l'un de nous a donné le nom d'*accélération métagénésique* (1). On en peut constater les effets dans les groupes les plus différents du Règne animal.

La tachygénèse chez les organismes ramifiés. — Les belles études de Hæckel sur les Éponges calcaires avaient lancé la Morphologie des Éponges dans une voie d'où elle est peut-être prématurément sortie, en raison des difficultés que présentait déjà chez les Éponges calcaires la détermination rigoureuse des spongiomérides que Hæckel ramenait à son type *Olynthus*. La méthode morphologique

(1) E. Perrier, *Les colonies animales*, 1881, p. 276.

de Hæckel, légèrement modifiée n'a pas été cependant sans donner quelques résultats intéressants, même pour l'intelligence de la structure des Éponges les plus massives (*théo-*

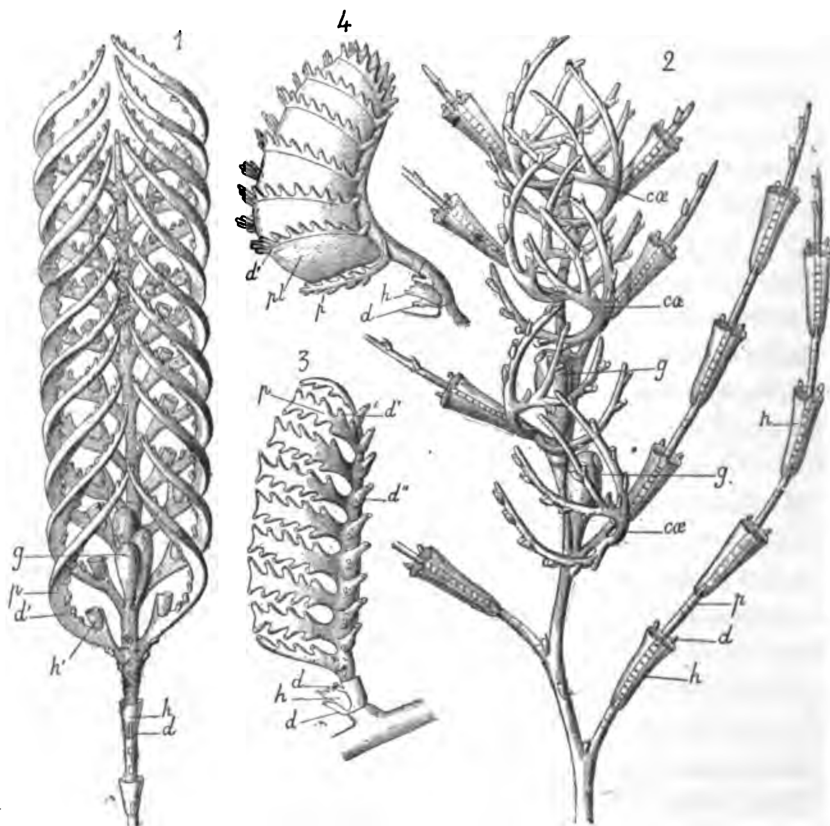


Fig. 13. — 1, phylactocarpe de *Lytocarpus bispinosus*: *d*, *d'*, dactylothèque; *h*, *h'*, gastrothèques; *g*, gonangium; *p*, rameaux modifiés qui protègent le gonangium. — 2, phylactocarpe de *Cladocarpus dolichotheca*: *d*, dactylothèques; *h*, gastrothèques; *p*, rameaux stériles; *g*, gonangium; *cœ*, phylactogonium. — 3, corbule ouverte d'*Aglaophenia attenuata*: *h*, *d*, *d'*, comme ci-dessus; *p*, lames libres de la corbule; *d"*, dactylostiques du rameau principal. — 4, corbule fermée d'*Aglaophenia filicula*: mêmes lettres que ci-dessus; *pl*, lames adhérentes de la corbule (d'après Allman).

rie du Rhagon de Lendenfeld). Les spongiomérides sont encore trop difficiles à définir, l'étude de l'embryogénie et de la morphologie des Éponges est encore trop peu avancée

pour que nous puissions tirer de l'étude de ces animaux des résultats saisissants au point de vue qui nous occupe.

Il en est tout autrement dans la classe des Hydromérides. Là, les mérides revêtent dans un même zoïde des formes diverses et déterminées pour chaque espèce ; ils affectent souvent des modes de groupement constants qui les réunissent soit en organes incapables de mener une vie indépendante [*phylactocarpes* des *Lytocarpus bispinosus*, *Cladocarpus dolichotheca*, etc., corbules des *Aglaophenia attenuata*, *A. filicula*, etc. (fig. 13)], soit en véritables organismes capables de s'isoler, les *méduses*. Les méduses sont, avec l'hydrodème qui les produit, dans les mêmes relations que la fleur par rapport aux plantes phanérogames. Le mode de constitution d'une méduse adulte, *abstraction faite de toute autre considération*, ne peut laisser aucun doute sur l'origine d'un semblable organisme : c'est un polype nourricier (*gastroméride*), entouré d'un verticille de quatre polypes préhenseurs (*dactylomérides*) reliés entre eux par une palmure constituant

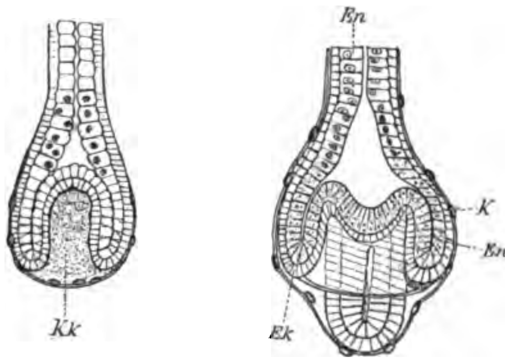


Fig. 14. — Bourgeons médusoïdes de l'*Octorchis* (*Campanopsis*) *campanulatus*. — A gauche, bourgeon jeune, à droite, bourgeon plus avancé. *Kk*, noyau du bourgeon ; *K*, capsule d'enveloppe exodermique ; *Ek*, exoderme ; *En*, revêtement entodermique de la cavité vasculaire.

l'ombrelle de la méduse. Ceci est l'expression d'un fait et l'on s'explique facilement, par les considérations physiologiques les plus simples (1), comment une méduse a pu

(1) E. Perrier, *Traité de Zoologie*, p. 629.

être réalisée sur un hydrozoïde. Il n'y aurait certainement pas eu de discussions à cet égard, si les embryogénistes n'étaient intervenus (1). Dans la grande majorité des cas, en effet, les méduses se forment à l'intérieur d'une enveloppe qui condamne tous leurs organes à l'inaction (fig. 14 et 15). Ce mode de formation n'a manifestement rien de patrogénique, rien non plus d'adaptatif. Les arguments qu'on a voulu en tirer quant à l'origine des méduses, sont par cela même sans valeur. Si l'on considère, au contraire, ce développement comme un effet de la tachygénèse, on peut en déduire, comme nous le verrons plus tard, des renseignements précieux relativement aux phénomènes que celle-ci est susceptible de provoquer.

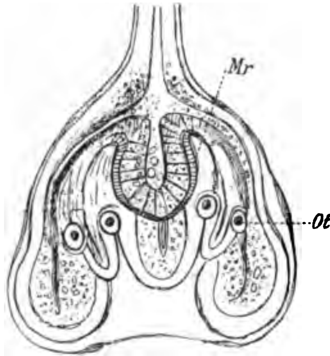


Fig. 15. — Phase plus avancée du développement d'un bourgeon médusoïde d'*Octorchis*. On voit le tube gastrique *Mr*, deux vaisseaux radiaires avec les gros bourrelets tentaculaires et l'ébauche des quatre tentacules accessoires, ainsi que les vésicules auditives *Ot*. Dans la cavité centrale, des sphérules de taille diverse sont mises en mouvement par les cils vibratiles de la paroi.

Le caractère tachygénétique des méduses s'accuse d'ailleurs par ce fait que beaucoup d'entre elles, comme les hydromérides d'où elles proviennent, ont conservé la faculté de bourgeonner. Chez les Leptoméduses, le bourgeonnement a lieu sur les canaux gastro-vasculaires (*Thaumantias*) ou sur les poches stomacales (*Epenthesis*, *Gastroblasta*) et donne alors naissance à un gamoméride; chez les Anthoméduses, il se produit, suivant les espèces,

(1) Ainsi, pour W. K. Brooks (*The Life History of the Hydromedusæ. A Discussion of the origin of the Medusæ and the significance of metagenesis* (Memoirs of Boston Soc. nat. Hist., vol. III, 1886, p. 359-430, pl. XXXVII-XLIV), l'ancêtre des Hydroméduses aurait été une simple hydre nageante, sans stade médusiforme, mais vraisemblablement capable de bourgeonner. Plus tard, après s'être fixée, cette larve aurait donné naissance à deux espèces de bourgeons, dont les uns se seraient transformés en méduses, les autres en polypes hydroïdes. Enfin, se seraient montrées les méduses libres, après la régression de cette seconde catégorie de bourgeons.

dans les points les plus variés : sur le manubrium (*Lizzia*, *Rathkea*, *Sarsia*, etc.), à la base des tentacules (*Codonium*, *Corymorpha*, *Syncoryne* (fig. 16), sur le bord ombrellaire (*Eleutheria*, etc.) ; dans ce groupe c'est non plus un méride qui se forme, mais presque toujours directement une méduse. Chun (1) qui a étudié d'une manière approfondie le bourgeonnement du manubrium des méduses de la famille des MARGELIDÆ (*Rathkea*, *Lizzia*) a fait connaître la disposition cyclique très régulière de ces bourgeons et leur origine uniquement exodermique. Cette formation *directe* des méduses, leur origine purement exodermique, supposent évidemment une action énergique de la tachygénèse, et il y a lieu de se demander si les gamomérides apparents des Leptoméduses ne sont pas des méduses atrophiées.

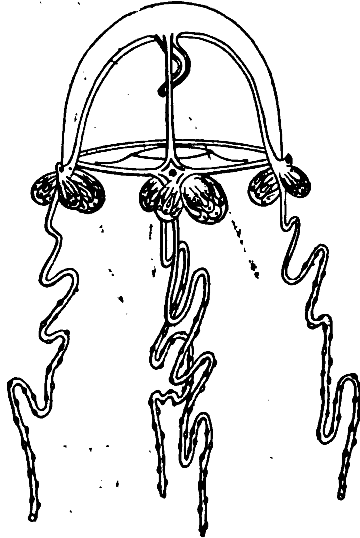


Fig. 16. — Méduse de *Syncoryne* portant des bourgeons médusoïdes à la base renflée des tentacules marginaux (d'après Allman).

La formation d'une méduse suppose l'existence préalable d'un hydrozoïde qui élabore en quelque sorte ses éléments constitutifs. Les méduses, pour se développer, et aussi parce qu'elles contiennent les éléments génitaux, attirent à elles une part considérable de substances nutritives élaborées par les gastromérides. Si la tachygénèse provoque leur formation, elle doit déterminer, par compensation, un avortement graduel de l'hydrozoïde. L'hydrozoïde se réduit effectivement à un seul gastroméride qui produit directement des méduses chez la *Cunoctantha octonaria* (2), les

(1) C. Chun, *Cœlenterata*, *Bronn's Thierreich*, II, 2, 1897.
(2) Mac Crady, *Of Oceania* (*Turritopsis*) *nutricola* nov. sp. *and the embryo-*

Cunina rubiginosa et *proboscidea* (1); l'hydroméride initial se réduit encore plus chez les *Cunina*, parasites des

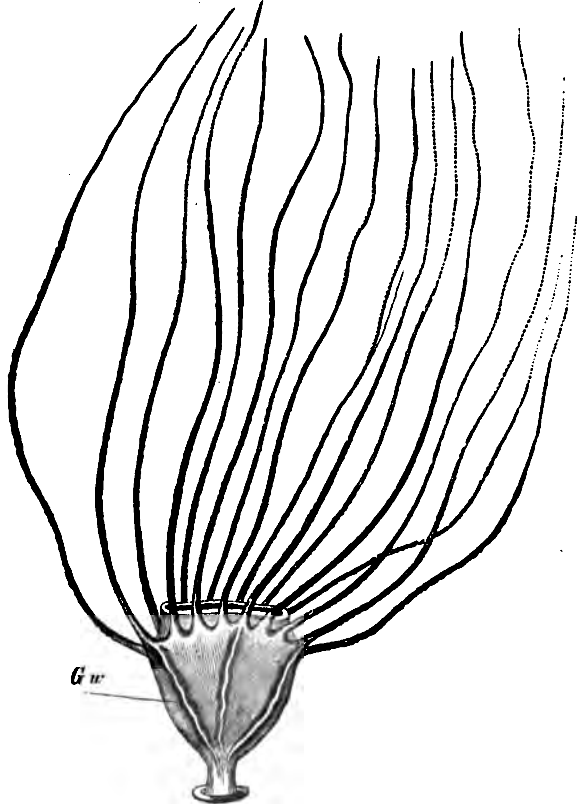


Fig. 17. — Scyphistome à seize tentacules, faiblement grossi. — *Gw*, bourrelets gastriques.

GERYONIIDÆ (2) ; il semble constituer le gastroméride même de la Méduse chez les ÆGINIDÆ, les PEGANTHIADÆ et

logical history of a singular Medusan larva found in the cavity of its bell (Proceed. of the Elliot Society of natural history, 1857, p. 1, pl. VI).

(1) E. Metschnikoff, *Vergleichende embryologische Studien: 1, Entodermbildung der Geryoniden; 2, Ueber einige Stadien der in Carmarina parasitirende Cunina* (*Cunoctantha Hæckel*) (Zeitsch. für wissench. Zool., vol. XXXVI, p. 433-458, pl. XXVIII, 1882). — *Embryologische studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitiv-Organe* (Wien, 1886, 159 p., 10 fig., atlas avec 12 pl.).

(2) A. Korotneff, *Cunoctantha und Gastrodes* (Zeitsch. für wissensch. Zool., Bd LXVII, 1888, p. 650-657). — *Zoologische Paradoxen* (Zeitsch. für wissensch. Zoologie, Bd LI, 1891, p. 613-628, t. XXX-XXXII).

les AGLAURIDÆ (1), où ne se montre que tardivement la substance gélatineuse de l'ombrelle de la méduse ; enfin, au cours même de la segmentation, la substance gélatineuse se produit et la méduse se caractérise par conséquent d'emblée chez les GERYONIDÆ. La tachygénèse fait ainsi apparaître un groupe nouveau de méduses à développement direct, celui des TRACHYLINA, manifestement issues des Hydroméduses, où la méduse était en quelque sorte la fleur d'un hydrodème. Les TRACHYLINA conduisent aux grandes méduses qui forment la classe des Acalèphes et dont le développement rappelle le leur. Le scyphistome des Acalèphes (fig. 17, 18, 19) n'est, en effet, qu'une méduse directement développée, encore dépourvue de substance gélatineuse et que l'on prendrait pour un hydroméride, n'étaient ses quatre cordons gastriques (catammes), le nombre constant de ses tentacules

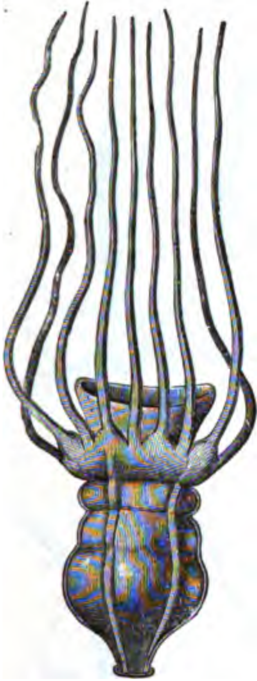


Fig. 18. — Commencement de la strobilation du Scyphistome.



Fig. 19. — Strobile se divisant en Ephyrules (larves d'Acalèphes).

(1) E. Hæckel, *Das System der Medusen ;* I, *Die Craspedoten* (Iena, 1879-1880).

et le fait capital qu'il donne des méduses par simple scissiparité. Cette erreur souvent commise a fait, de la scissiparité des scyphistomes, un argument que l'on a cru décisif en faveur de l'équivalence des hydromérides et des méduses ; on avait seulement oublié d'établir l'équivalence d'un

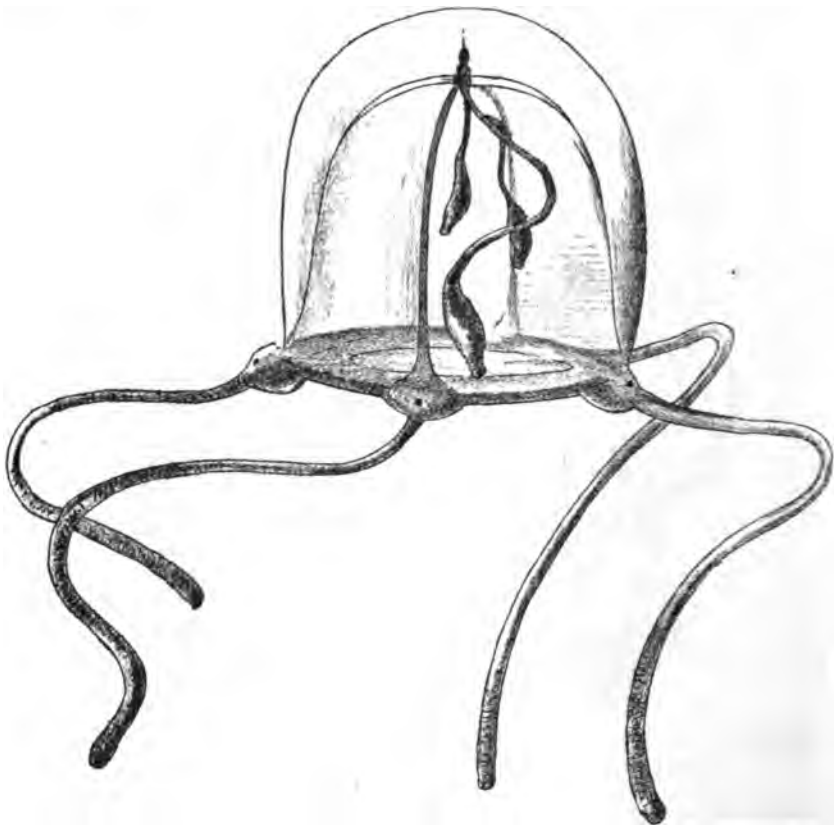


Fig. 20. — *Sarsia* avec un triple manubrium régénéré (d'après C. Hartlaub).

hydroméride et d'un scyphistome. C'est par une faute d'interprétation du même ordre que Metschnikoff (1) et P. E. Müller (2) ont été amenés à considérer les Siphono-

(1) Elias et Ludmila Metschnikoff, *Matériaux pour l'étude des Siphonophores et des Méduses* [C. R. de la Soc. des Amis des sciences de Moscou (en russe). Moscou, 1870-1871, vol. V].

(2) P. E. Müller, *Jagttagelser over nogle Siphonophorer* (Naturh. Tids., 3e série, vol. VII, 1870-71, p. 261-332 et 541-547, pl. XI à XIII).

phores comme dérivant de méduses à manubrium allongé et bourgeonnant, semblable à celui des *Sarsia* et dont l'ombrelle se serait retournée.

Hæckel (1) partant du même point de vue a imaginé la fameuse *Medusom-Theorie*, d'après laquelle les Siphono-

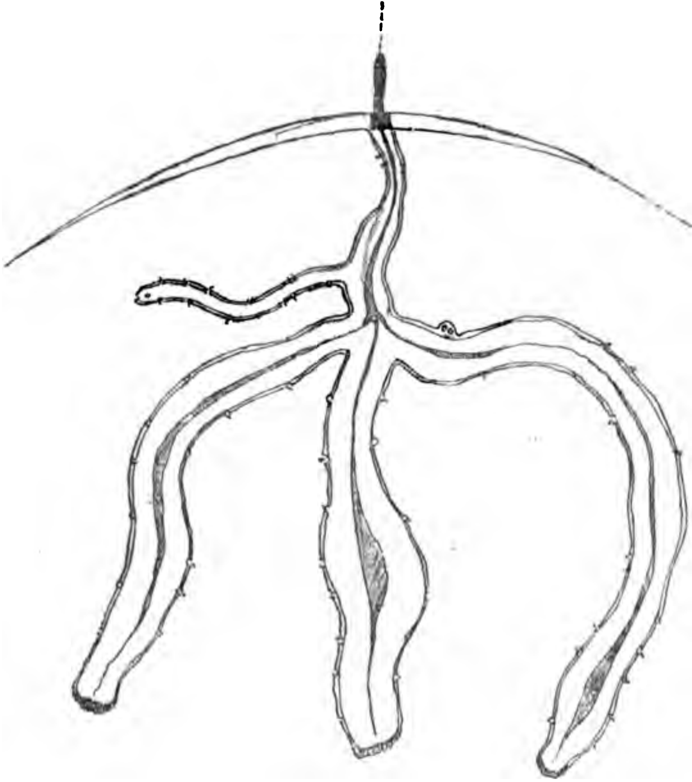


Fig. 21. — Triple manubrium régénéré de *Sarsia* ; au-dessus de la séparation des trois manubriums, on voit une sorte d'appendice tactile rétractile. Détaché de l'ombrelle, ce manubrium multiple put vivre encore neuf semaines, d'une manière indépendante (d'après C. Hartlaub).

phores seraient des colonies de méduses plus ou moins avortées. La larve (*Siphonula*) se transformerait en une méduse dont l'ombrelle deviendrait le flotteur et serait l'individu fondateur de la colonie. Sur le manubrium,

(1) Ernst Hæckel, *System der Siphonophoren auf phylogenetischer Grundlage entworfen* (Jenaische Zeistchrift für Naturw., Bd XXII, 1888, p. 1-16).

bourgeonneraient les individus de seconde génération, dont le groupement constituerait les démules ou cormidies ; les gonozoïdes de ces dernières donneraient naissance à des individus sexués de troisième génération.

Les très intéressantes observations de Cl. Hartlaub (1) sur une *Sarsia* à triple manubrium régénéré (fig. 20 et 21) ont un moment semblé fournir un point d'appui à cette théorie ; mais les nombreuses anomalies du même ordre des organes régénérés enlèvent toute solidité à ce point d'appui et nous avons vu que le bourgeonnement de méduses sur d'autres méduses est un simple fait de tachygénèse. Aussi la *Medusom-Theorie* est-elle aujourd'hui à peu près complètement abandonnée (2). Hæckel a d'ailleurs été conduit par sa théorie à attribuer une origine double aux Siphonophores : tandis qu'il rattache les Siphonanthes aux Anthoméduses, il fait dériver les Disconanthes des Trachyméduses. Mais Chun (3) et Claus (4) ont montré que, chez les individus adultes, rien ne justifiait cette manière de voir ; et de plus, d'après les observations de Bedot (5) qu'il serait fort désirable de compléter, la larve des Disconanthes de Hæckel ne paraît pas différer sensiblement, au début, de celle des Siphonanthes ; elle se composerait d'un flotteur, d'un gastroméride et d'un dactyloméride.

Chun, qui a si fortement contribué à étendre nos connaissances sur les Siphonophores, a montré en outre que la tige sur laquelle se produisent les démules correspondait, non pas à un manubrium comme le voudrait l'hypothèse de Metschnikoff, de P. E. Müller et de Hæckel, mais à un

(1) Cl. Hartlaub, *Ueber Reproduction des Manubriums und dabei auftretende siphonophorenähnliche Polygastrie* (Verhand. deuts. zool. Gesellsch., 6 Vers., 1896, p. 182-191, 4 fig.).

(2) A. Lameere, *L'origine des Siphonophores* (Bruxelles, P. Weissenbruch, in-8°, 1902).

(3) C. Chun, *Ueber den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren* (Verhand. deutsch. Zool. Gesellsch., 7 Vers., 1897, p. 48-111, 29 fig.).

(4) C. Claus, *Zur Beurtheilung des Organismus der Siphonophoren und deren phylogonetischer Ableitung. Eine Kritik von E. Hæckel's sogenannter Medusom-Theorie* (Arb. Zool. Inst. Wien, vol. VIII, 1889, p. 159-174).

(5) M. Bedot, *Note sur une larve de Vélelle* (Revue suisse de Zoologie, t. II, p. 463-466, 1 pl., 1894).

stolon aboral analogue à celui que présentent les *Cunina*.

Bien qu'il eût distingué les cénogénies et les palingénies, Hæckel n'a pas pensé que le premier hydroméride d'un Siphonophore pouvait, avant même de s'achever, donner naissance, par tachygénèse, à une Méduse (1) ; c'est ce qui a lieu

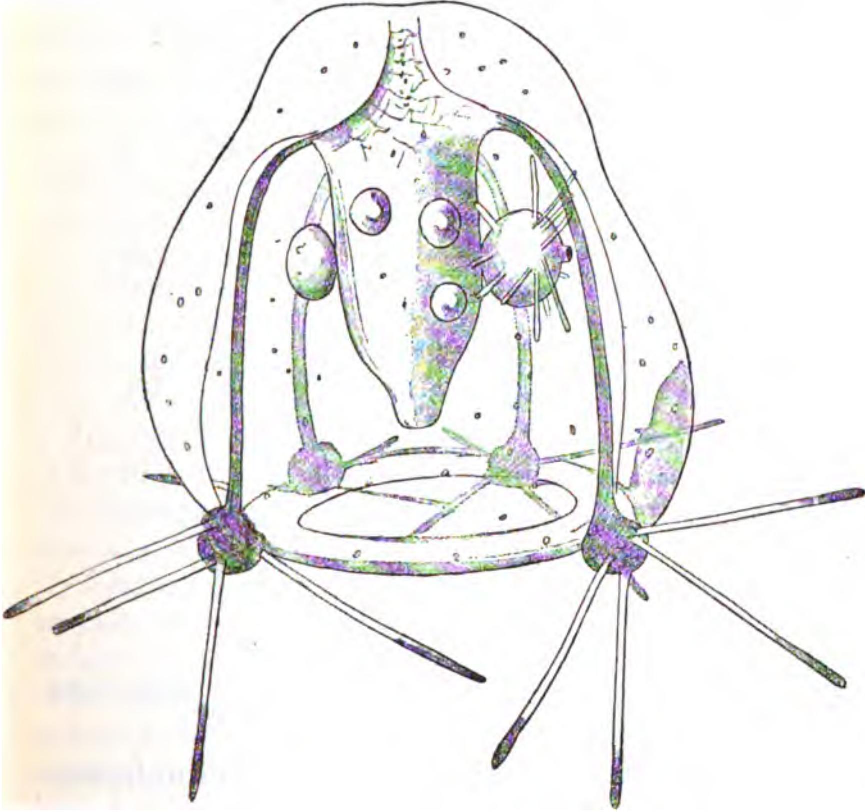


Fig. 22. — *Margelopsis Hæckelii* avec des larves d'hydroïdes se développant sur le manubrium (d'après C. Hartlaub).

et ce qui enlève toute utilité à son hypothèse. D'ailleurs les méduses produisent par bourgeonnement soit des gamomérides, soit des gamozoïdes et non pas un mélange de toutes les formes d'hydromérides comme c'est le cas pour les

(1) E. Perrier, *Les Colonies animales et la formation des organismes*, p. 267. — *Traité de Zoologie*, p. 670.

Siphonophores. On ne connaît qu'une exception à cette règle. Les *Nemopsis* trouvés en divers points du globe, à la surface des mers, bourgeonnent des méduses du genre *Margelopsis* entre leurs deux cercles de tentacules. Sur leur manubrium les *Margelopsis* (fig. 22 et 23) peuvent, à leur tour, bourgeonner de nouveau des *Nemopsis* (1). Donc le fait qu'un

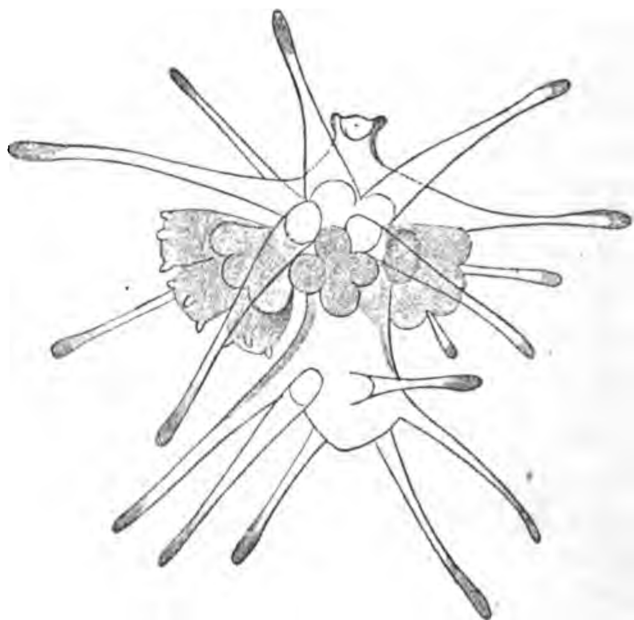


Fig. 23. — Hydroide de *Margelopsis Hæckelii* dans son attitude normale, flottant le pôle oral dirigé vers le bas (d'après C. Hartlaub).

gastroméride peut être le point de départ d'un hydrodème constitué, comme les Siphonophores typiques, par l'association d'hydres et de méduses, se trouve nettement établi, ce qui rend tout à fait inacceptable la théorie de l'origine médusaire des Siphonophores.

Le genre *Hydrichthys* (2), qui participe à la mobilité du

(1) Cl. Hartlaub [*Zur Kenntniss der Gattungen Margelopsis und Nemopsis.* Vorläufige Mittheilung, Nachr. Ges. Wiss. Göttingen Math. Phys. Kl., Heft 2, 6 p., 4 fig., 1889.

(2) J. W. Fewkes, *A hydroid parasitic on a fish* (Nature, vol. XXVI, 1888, p. 604-605).

poisson (*Seriola zonata*, Cuvier) sur lequel il vit en commensal, et prend l'aspect d'un Siphonophore avec ses gonomérides et ses dactylomérides, parle dans le même sens.

Il ressort de l'observation de Hartlaub, d'autre part, la confirmation que, si les méduses bourgeonnantes ne donnent naissance qu'à de nouvelles méduses, c'est bien le résultat d'une accélération embryogénique. Cette accélération est un phénomène normal, tandis qu'on ne s'explique pas pourquoi, si une méduse trachyline, animal à développement très accéléré, comme nous l'avons vu, était le point de départ des Siphonophores, ses bourgeons dégénéreraient pour donner naissance à des hydromérides.

L'histoire des Hydrocoralliaires telle que l'a exposée Moseley (1) démontre, malgré l'opinion contraire de l'éminent observateur, que les Coralliaires sont issus des Hydroméduses et donne toutes les étapes du passage d'un groupe à l'autre (2). Ainsi que nous l'avons expliqué, l'embryogénie ne peut rien contre ces données de l'anatomie comparée qui sont fondamentales, mais elle laisse planer sur elles quelque défiance tant qu'on n'a pas expliqué comment a dû s'accomplir cette dérivation. La notion de la tachygénèse, précisée comme nous venons de le faire pour l'histoire des méduses, conduit tout naturellement à penser qu'une fois réalisé par le groupement d'un certain nombre de dactylomérides autour d'un gastroméride, le polype coralliaire a dû arriver à se développer directement à partir de l'œuf, à la façon des Acalèphes ; et toute contradiction entre la phylogénie et l'ontogénie est ainsi supprimée.

Les recherches de Hickson (3) sur la reproduction chez

(1) H. N. Moseley, *Report on the Hydrocorallinæ* (The voyage of H. M. S. « Challenger », 1881, vol. II, p. 11-101, 209-230, 14 pl.).

(2) E. Perrier, *Les colonies animales et la formation des organismes*, p. 275-326, et *Traité de Zoologie*, p. 740.

(3) S. J. Hickson, *On the sexual cells and the early stages in the development of Millepora plicata* (Philosoph. Transactions, 1889, vol. XIX, p. 193-204, pl. XXXVIII-XXXIX). — *On the maturation of the ovum and the early stages in the development of Allopora* (Quarterly Journal of microsc. Science, 1890,

les Hydrocoralliaires, exposées dans une série de publications des plus remarquables, sont venues corroborer encore cette opinion en montrant comment les organes génitaux des Coralliaires étaient amenés à pousser sur les parois des loges. Les Hydrocoralliaires se multiplient, en effet, à l'aide de méduses, mais de méduses à ombrelle rudimentaire. De telles méduses sont fréquentes chez les Hydraires ordinaires; on ne peut les comprendre que comme des méduses dégénérées par suite de la tachygénèse des éléments génitaux qu'elles contiennent. Ces méduses se forment d'ailleurs comme les autres. Hickson a constaté que, chez les Millépores qui sont monoïques, les éléments sexuels formés dans le cœnosarque émigrent dans un méride voisin qui se transforme en une méduse sans bouche, tentacules, ni velum. Cette transformation dans un hydrodème d'un méride, tantôt et le plus souvent un dactyloméride (fig. 24), tantôt un gastroméride en une méduse, provoquée par la pénétration

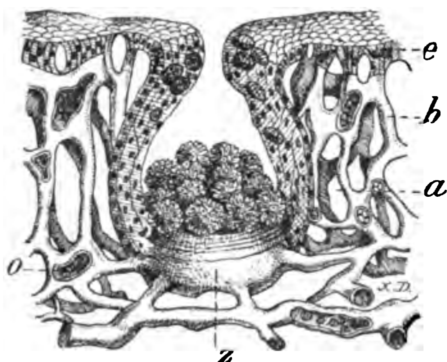


Fig. 24. — Coupe verticale de la couche superficielle vivante décalcifiée d'une *Millepora nodosa*, passant par un dactyloméride. — *Z*, dactyloméride ; *e*, couche superficielle de l'exoderme; *a*, espaces occupés par la matière calcaire; *b*, canaux; *o*, section d'un canal (d'après Moseley).

vol. XXX, p. 579-598, 2 fig., pl. XXXVIII). — *The medusæ of Millepora Murrayi and the gonophores of Allopora and Distichopora* [Quart. Journ. of microsc. Science (n. s.), 1891, vol. XXXII, p. 375-407, pl. XXIX et XXX]. — *On the meaning of the ampullæ in Millepora Murrayi* (Report 60, Meet. brit. Assoc. Adv. Sc., 1891, p. 863-864). — *On the medusæ of Millepora and their relation to the medusiform gonophores of the Hydromedusæ* (Proceed. Cambridge phil. Soc., 1892, vol. VII, p. 147-148. — *The early stages in the development of Distichopora violacea, with a short essay on the fragmentation of the nucleus* (Quart, Journ. of microsc. Science, 1893, vol. XXXV, p. 129-158, 1 pl.). — *The medusæ of Millepora* (Proceed. of the royal Soc. of London, vol. LXVI, 1899, p. 6-10, 10 fig.).

à son intérieur de cellules génitales, met en évidence la plasticité de ces organismes et offre un très grand intérêt au point de vue de la morphologie générale. Les méduses femelles (fig. 25, 26 et 27) meurent aussitôt après avoir pondu leurs œufs : au point de vue physiologique, ce sont des organes génitaux qui ne se détachent de l'individu qui les a produits qu'au moment où les œufs parvenus à maturité doivent être évacués. Un pas de plus dans la tachygénèse, l'ombrelle de la méduse cesse de se former et le gamozoïde

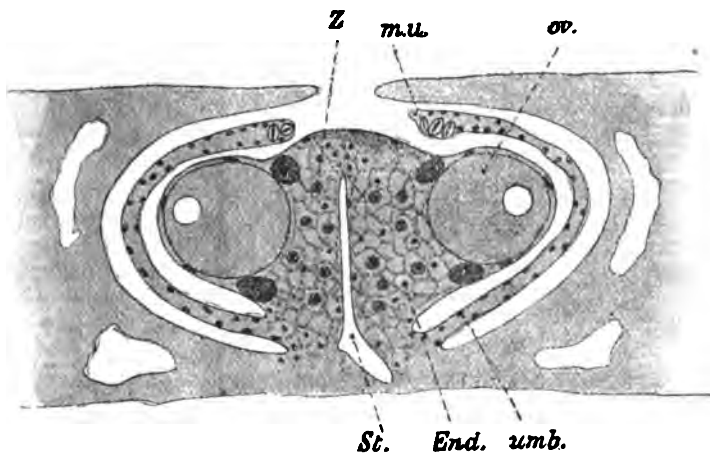


Fig. 25. — Méduse femelle de *Millepora* à l'état de maturité en coupe longitudinale. — *umb.*, ombrelle; *m.u.*, bord renflé de l'ombrelle; *St.*, cavité gastrique *ov.*, ovule; *End.*, endoderme; *Z*, zooxanthelle (d'après S.-J. Hickson).

tombe à l'état de simple sac, comme celui qui se développe sur les cloisons des loges des Coralliaires.

La place des Coralliaires à la suite des Hydroméduses, et non avant elles, se trouve ainsi fixée. Mais, il y a plus, la tachygénèse montre encore comment a pu dériver de la sous-classe des Hexacoralliaires, celle des Alcyonnaires, si remarquable par le nombre constant et réduit des parties dont les polypes sont constitués, ce qui est en général le caractère des groupes terminaux d'une série.

Les Hexacoralliaires traversent tous un stade à huit cloi-

sons (1) auquel ils s'arrêtent quelque temps afin de régulariser leurs loges qui n'ont pas encore, à ce stade, revêtu

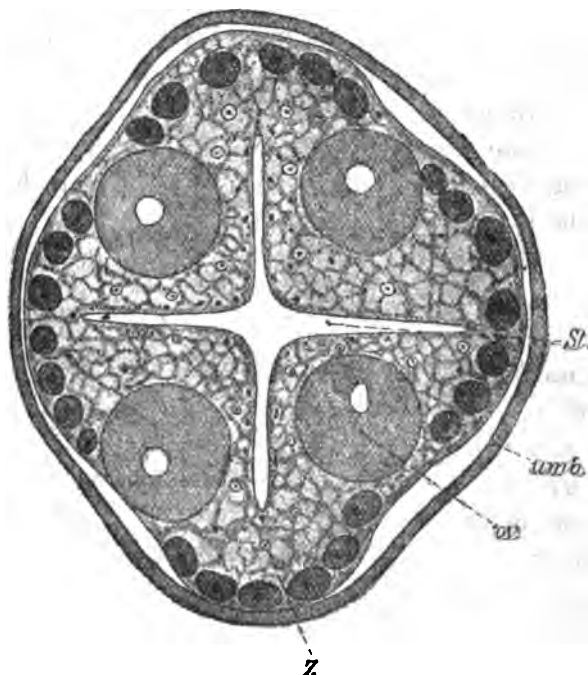


Fig. 26. — Méduse femelle de *Millepora* à l'état de maturité en coupe transversale. — *umb.*, ombrelle; *St.*, cavité gastrique; *ov.*, ovule; *Z*, zooxanthelle (d'après S.-J. Hickson).

leurs caractères particuliers; c'est le stade *Edwardsia* de Haddon, de Mac-Murrich et de Boveri (2).

(1) H. Milne-Edwards et J. Haime, *Histoire naturelle des Coralliaires ou Polypes proprement dits*. Paris, 1857. — H. de Lacaze-Duthiers, *Développement des Coralliaires. Actiniaires sans polypiers* (Arch. de Zool. expériment., t. I, 1872, p. 289-396, pl. XI-XVI). — *Développement des Coralliaires. 2e Mémoire. Actiniaires à polypiers* (*Astroïdes*) (Arch. de Zool. expériment., t. II, 1873, p. 269-348, pl. XII-XV).

(2) A. C. Haddon, *Revision of the british Actiniæ* (Trans. of the Roy. Dublin Society, t. IV, 1889, p. 297-361, pl. XXXI-XXXVII). — J. Pl. Mac Murrich : 1, *Contributions on the Morphology of the Actinozoa*; 2, *On the development of the Hexactiniæ* (Journ. of Morphol. Boston, t. IV, 1891, p. 303-330, pl. XIII); 3, *The phylogeny of the Actinozoa* (Id., t. V, 1891, p. 125-164, 4 fig., pl. XI). — Th. Boveri, *Ueber Entwickelung und Verwandtschaftsbeziehungen der Actinien* (Zeitsch. für wissensch. Zool., Bd XLIX, 1890, p. 461-502, pl. XXI-XXIII).

Les Hexactiniaires passent alors d'un coup de huit à douze cloisons; les cloisons nouvelles apparaissent par couples, de chaque côté du plan de symétrie de ces animaux. A partir de ce moment, les cloisons se développent par paires dans les interloges, de sorte qu'il s'en produit d'abord six paires, puis douze, puis vingt-quatre, etc. Les cloisons d'un même cycle se montrent presque en même temps et offrent les mêmes dimensions ; l'animal présente ainsi toute

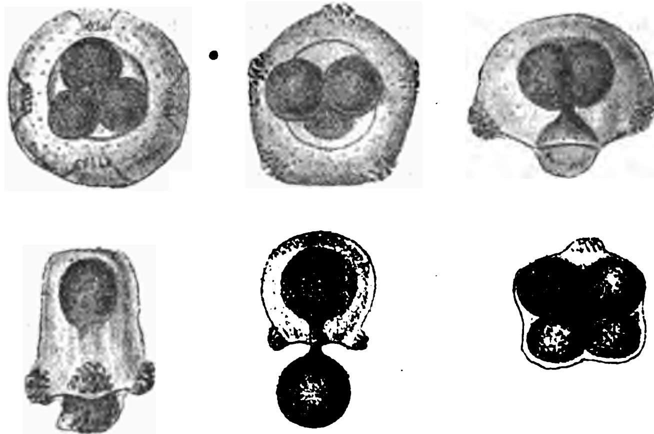


Fig. 27. — Évacuation des œufs chez les méduses femelles de *Millepora*, après leur libération. Ces méduses, dépourvues de tentacules, présentent sur le bord de l'ombrelle quatre ou cinq bouquets de nématocystes (d'après S.-J. Hickson).

l'apparence d'une symétrie hexaradiée. Mais par un phénomène fréquent de tachygénèse, certaines paires d'un cycle donné peuvent se développer plus rapidement que leurs congénères et prendre les mêmes caractères que les cloisons d'un cycle précédemment formé; l'animal perd alors sa symétrie apparente hexaradiée. Comme Faurot (1) l'a montré, c'est par ce processus que la symétrie devient décaradiée chez la *Tealia felina*, que d'après Mac Murrich (2), elle

(1) E. Faurot, *Études sur l'anatomie, l'histologie et le développement des Actinies* (Arch. de zoologie expérim. et générale, 3e série, t. III, 1895, p. 43-262, 12 pl., 29 figures dans le texte).

(2) J. Playfair Mac Murrich, *The Actiniaria of the Bahama Islands, West Indies* (Journal of morphology, Vol. III, 1889, p. 1-80, pl. I-IV).

est octoradiée chez l'*Aiptasia annulata*, qu'elle est parfois pentaradiée chez certaines espèces de *Sagartia*, notamment chez la *Sagartia* (*Cylista*) *punctata*, d'après Carlgren (1), etc. La tachygénèse explique aisément, comme on le voit, les anomalies de ces genres que R. Hertwig (2) a proposé de réunir sous le nom de PARACTINIÆ. Cette famille hétérogène ne saurait évidemment être maintenue, comme Mac Murrich et Ed. Van Beneden (3) l'ont judicieusement fait remarquer.

Les Alcyonnaires ébauchent comme les Hexactiniaires des cloisons nouvelles (4), mais ces cloisons se résorbent rapidement, il ne reste que les huit cloisons du stade de régularisation. On ne peut découvrir d'autre cause à cet arrèt de développement que la précocité du bourgeonnement (5) du jeune Alcyonnaire enrayé dans son propre développement par cette précocité même, œuvre de la tachygénèse. La tachygénèse a ainsi provoqué l'apparition d'une sous-classe nouvelle de polypes.

De l'étude que nous venons de faire, se dégage déjà l'impression que la tachygénèse des bourgeons ou *accélération métagénésique* se produit surtout lorsque les mérides issus de ces bourgeons sont solidarisés ou, en d'autres termes, forment un zoïde, dont toutes les parties sont physiologiquement dépendantes les unes des autres, le zoïde ayant lui-même une individualité propre relativement aux parties voisines.

Chez les Bryozoaires, où ce cas est très rarement réalisé, on

(1) O. Carlgren, *Studien über nordische Actinien* (Svenska Akad. Handl., XXV Bd, 1893, 148 p., 10 pl., fig. dans le texte).

(2) R. Hertwig, *Report on the Actiniaria dredged* by H. M. S. Challenger, t. XXVI, 1888, p. 1-136, 14 pl.

(3) Ed. van Beneden, *Les Anthozoaires de la « Plankton-Expedition »*, 1898, 222 p., 16 pl., 1 carte, 59 fig. dans le texte.

(4) A. S. Marion, *Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonnaires* (Annales du musée d'histoire naturelle de Marseille, 1883, t. 1, mém. n° 4, 50 p., 5 pl.

(5) H. de Lacaze-Duthiers, *Sur le développement des Pennatules* (*Pennatula grisea*) *et les conditions biologiques que présente le laboratoire Arago pour les études zoologiques* (C. R. Acad. des Sc. Paris, t. CIV, 1887, p. 463-469). — H. Jungersen, *Ueber den Bau und die Entwickelung der Colonie von Pennatula phosphorea* L. (Zeitsch. für wissensch. Zool., vol. XLVII, 1888, p. 626-649, pl. XXXIX).

constate déjà cependant des phénomènes de tachygénèse dans l'évolution des statoblastes des Phylactolèmes qui produisent presque simultanément plusieurs bryomérides, jusqu'à dix-sept chez le *Cristatella mucedo*, comme l'ont montré les recherches déjà anciennes d'Allman (1) et celles plus récentes de Davenport (2).

L'accélération métagénésique est des plus manifestes dans ce groupe. Ainsi F. Braem (3) a montré récemment que chez *Plumatella fungosa*, à un stade très précoce, l'embryon forme, par invagination, près de son point de fixation sur l'oécie, deux bourgeons presque contemporains qui sont les deux centres d'évolution d'où naît la colonie tout entière. Dans l'embryon, ces bourgeons sont normalement suivis, peu de temps après, d'un troisième, d'un quatrième et même d'un cinquième bourgeon qui prolifèrent à leur tour, de sorte que toute la colonie, avec ses statoblastes et ses produits sexuels se développent aux dépens des deux bourgeons primaires. Wesenberg-Lund (4) a observé des faits analogues chez d'autres Bryozoaires d'eau douce.

Ces doubles bourgeons, qui apparaissent de si bonne heure dans le cours du développement, et presque en même temps, peuvent exceptionnellement se souder à l'origine, chez des formes qui, dans la règle, sont solitaires ; c'est ce qu'a constaté dernièrement Nickerson (5) chez le *Loxosoma Davenporti*.

La tachygénèse dans le bourgeonnement chez les Tuniciers. — L'étude de l'accélération métagénésique est

(1) G. J. Allman, *A Monograph of the fresh-water Polyzoa*, t. VIII, 119 p., 11 pl., Ray Society, London, 1856.

(2) C. B. Davenport, *Observations on budding in Paludicella and some other Bryozoa* (Bull. of the Mus. of compar. Zoöl. at Harward College, t. XXII, 1891, n° 1, p. 1-114, 3 fig., pl. I-XII).

(3) F. Braem, *Die geschlechtliche Entwickelung von Plumatella fungosa* (Zoologica, Stuttgart, 1897, Heft 23, 96 p., 9 fig., 8 pl.).

(4) C. Wesenberg-Lund, *Biologiske Studier over Ferskvandsbryozoer* (Vid. Meddel. nat. For. Kjöbenhavn, 1897, 8 Aarg., p. 252-363, I-XXXVI, 5 pl.).

(5) W. S. Nickerson, *Double Loxosomæ* (American Naturalist, vol. XXXIV, p. 891-895, 6 fig., 1900).

d'autant plus intéressante chez les Tuniciers qu'il ne s'agit plus ici de mérides produisant par bourgeonnement d'autres mérides, mais d'organismes ayant eu le rang de dèmes, formés par bourgeonnement linéaire et qui produisent par bourgeonnement latéral d'autres dèmes semblables à eux. Tout porte effectivement à penser que les Tuniciers descendent de Vertébrés qui, après s'être constitués par bourgeonnement linéaire, auraient perdu, par suite de la fixation au sol, leur segmentation primitive, se seraient simplifiés, et, par l'effet de cette simplification, auraient acquis le pouvoir de bourgeonner latéralement. Il s'agit donc de tout autre chose que ce que nous offrent les Hydroméduses et les Bryozoaires ; et cependant l'accélération métagénésique se présente sous le même aspect.

Les larves de Botryllidæ (1) commencent à bourgeonner, avant leur éclosion, et c'est la paroi même du sac péribranchial qui est l'origine des bourgeons. Elles sont encore dans l'organisme maternel, qu'il se forme, en effet, en des temps très rapprochés l'un de l'autre, deux bourgeons dont le droit seul se développe, l'autre étant gêné par la distension qu'impose à la paroi de la cavité péribranchiale l'anse intestinale située, elle aussi, à gauche. Les bourgeons de second ordre et des ordres plus élevés commencent de la même manière et apparaissent à un stade relativement plus précoce sur ceux qui leur donnent naissance.

Cette blastogénèse se poursuit avec une rapidité surprenante. Ainsi Pizon a constaté que du 1er février au 8 mai, (quatre-vingt-dix-sept jours), huit générations s'étaient succédé dans diverses colonies dont il a suivi l'évolution. La plus petite qui comptait 12 adultes au 1er février en avait 182 au 12 mai. Une autre colonie avec 82 individus au 1er février, en avait 610 à la cinquième génération, vers le 1er avril ; sa

(1) A. Pizon, *Histoire de la blastogenèse chez les Botryllidés* (Ann. des Sc. nat., Zool., 7e série, t. XIV, 1893, p. 1-386, 4 fig., pl. I-IX). — *Études biologiques sur les Tuniciers coloniaux fixés* (Bull. de la Soc. des sciences naturelles de l'ouest de la France, t. IX, 1899, p. 1-55, 16 pl. ; t. X, 1900, p. 1-70, 2 pl., 3 fig. dans le texte).

surface avait presque quadruplé. L'existence de l'oozoïde, fondateur de la colonie est fort courte ; dans le genre *Botryllus*, la vie pélagique dure deux jours et quelques heures, la vie sédentaire un jour ; la période de régression trois jours.

Chez les DISTOMIDÆ (1), les CLAVELINIDÆ (2), les POLYCLINIDÆ (3), la larve constitue, en se développant, un organe spécial de bourgeonnement, le sac épicardique, de telle façon qu'on peut considérer le bourgeonnement comme déjà commencé chez elle au moment de l'éclosion ; cependant chez les *Clavelina*, c'est seulement après la fixation de la larve que des bourgeons latéraux se caractérisent, de sorte que le bourgeonnement proprement dit ne commence, comme cela paraît normal, qu'après que l'animal bourgeonnant a achevé son développement personnel. Chez les *Perophora* et les *Ecteinascidia*, il n'y aurait pas, d'après Lefevre (4) de tube épicardique, les divers organes, péricarde, ganglion, organes sexuels proviendraient de cellules sanguines amiboïdes libres et de cellules dérivant directement de la vésicule endodermique. Le bourgeonnement serait ici moins localisé, moins concentré que chez les Clavelines. Chez les POLYCLINIDÆ, le tube épicardique ne produit plus de bourgeons latéraux ; la région postérieure du corps, ici très allongée (post-abdomen), détache un segment libre à son extrémité ; chaque fragment devenant un bourgeon (5). Les fragments cessent de s'isoler chez les Salpes et simultanément se développent en Salpes nouvelles formant de lon-

(1) C. Julin, *Recherches sur la blastogénèse chez Distaplia magnilarva et D. rosea* (C. R. du IIIe Congrès international de Zoologie. Leyde, 1895, p. 507-524, 13 fig.).

(2) E. van Beneden et Julin, *Recherches sur la morphologie des Tuniciers* (Arch. de biol., 1886, vol. VI, p. 237-476, pl. VII-XVI).

(3) C. Maurice et Schulgin, *Embryogénie de l'Amaræcium proliferum* (*Ascidie composée*), Ann. des Sc. nat., Zoologie, 6e série, t. XVII, 1884, pl. I-XIV.

(4) G. Lefevre, *Budding in Perophora* (Journ. of Morph., Boston, vol. XIV, 1899, p. 367-424, pl. XXIX-XXXII. — *Budding in Ecteinascidia* (Anatom. Anzeiger, Bd XIII, 1897, p. 473-483, 6 fig.).

(5) A. Kovalevsky, *Ueber die Knospung der Ascidien* (*Amaroucium proliferum* et *Didemnum styliferum*) (Arch. für mikrosk. Anatomie, 1874, t. X, p. 441-470, pl. XXX et XXXI).

gues chaînes (fig. 28 et 29) où les individus sont cependant de plus en plus jeunes de l'extrémité libre de la chaîne à sa base. Chez les DISTOMIDÆ et les DOLIOLIDÆ, cette séparation a lieu pendant la phase de liberté de la larve, quand le tube épicardique est encore très court; il se produit ainsi des bourgeons qui n'évoluent pas. Ce sont seulement les bourgeons formés après la fixation de la larve qui se développent. Mais ils évoluent d'emblée sans qu'un stolon génitalifère se soit auparavant constitué.

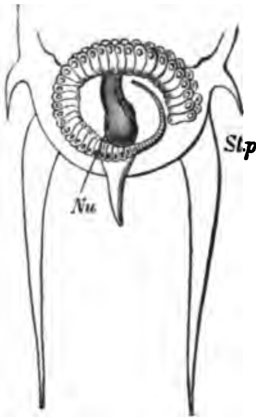


Fig. 28. — Jeune chaîne de blastozoïdes encore contenue dans la tunique de l'oozoïde chez la *Thalia democratica mucronata*. — *Nu*, nucléus entouré par la jeune chaîne ou stolon prolifère *Stp* (d'après Grobben).

Les choses vont plus vite encore chez les DIDEMNIDÆ. Deux bourgeons nés de deux régions différentes prennent part simultanément à la formation d'un même ascidiozoïde qui peut ainsi se constituer très rapidement; les larves des *Diplosoma* produisent ces bourgeons alors que les parties d'où ils dépendent sont elles-

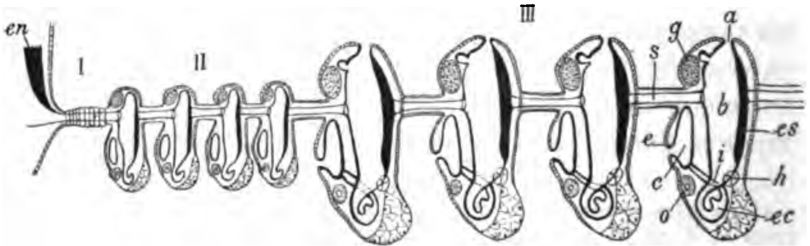


Fig. 29. — Stolon de Salpe dans lequel tous les blastozoïdes sont censés avoir gardé leur position initiale. — I, II, III, les groupes de blastozoïdes de même degré de développement : *s*, stolon; *g*, ganglion nerveux; *a*, bouche; *b*, pharynx; *es*, endostyle; *h*, cœur; *ec*, estomac; *i*, intestin; *o*, œuf; *c*, cloaque; *e*, orifice efférent (d'après Brooks).

mêmes en voie de formation (1), si bien que deux jeunes ascidies semblent se former simultanément dans l'œuf

(1) E. Perrier et A. Pizon, *L'embryon double des Diplosomidés et la tachygénèse* (C. R. Acad. des Sc., t. CXXVII, 1898, p. 297-301).

(fig. 30). Faute d'une notion exacte de ce que peut faire la tachygénèse, Salensky (1) a considéré cet œuf comme produisant simultanément deux individus par une sorte de scissiparité de l'embryon, tandis que Caullery (2), qui a

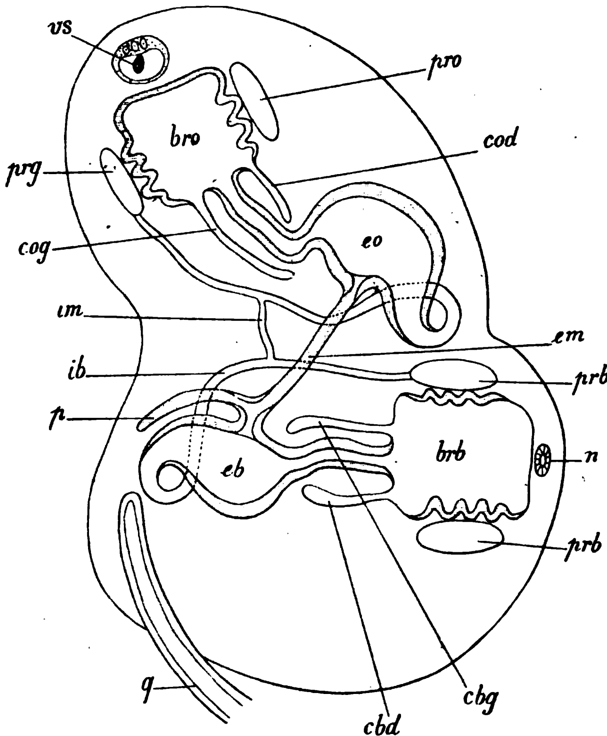


Fig. 30. — Schéma d'une larve adulte de *Diplosoma*. — *bro*, *brb*, branchie de l'oozoïde et du blastozoïde ; *prg*, *pro*, *prb*, sacs péribranchiaux de l'oozoïde et du blastozoïde ; *cog*, *cod*, *cbg*, *cbd*, tubes épicardiques ; *im*, anastomose des deux intestins *is*, *ib* ; *eo*, *eb*, les deux estomacs ; *em*, leur anastomose ; *p*, son diverticule ; *vs*, vésicule sensorielle ; *n*, ganglion du blastozoïde ; *q*, queue (figure combinée par Pizon).

bien vu cependant qu'il s'agissait d'un bourgeonnement précoce, n'a cru pouvoir expliquer la formation de cette

(1) W. Salensky, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien. I. Ueber die Entwicklung von Diplosoma Listeri* (Mith. der Zool. Station zu Neapel, 1894, p. 368-474, pl. XVII-XX, 1 fig.).

(2) M. Caullery, *Sur la morphologie de la larve composée d'une Synascidie* (*Diplosomoides Lacazii* Giard), C. R. Acad. des Sc., t. CXXV, 1897, p. 54-57.

sorte de monstre double normal, que par un mécanisme ingénieux d'échanges de viscères entre les deux embryons, sans équivalent dans le Règne animal, échange que l'observation directe n'a pas confirmé.

Le terme de cette série si remarquable de phénomènes est fourni par le développement des Pyrosomes (1) dans lequel

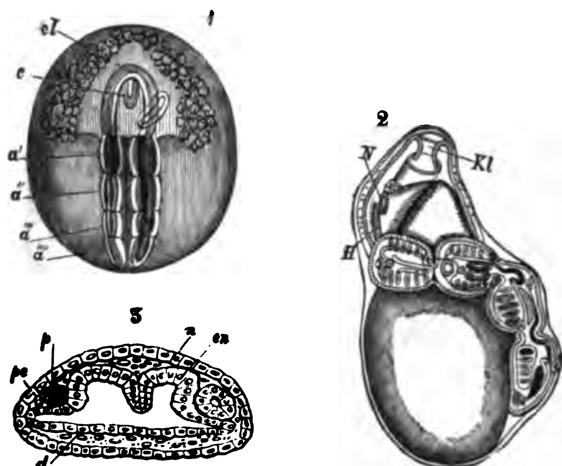


Fig. 31. — Embryogénie des Pyrosomes. — 1, le premier ascidierme : *e*, oozoïde; *a'*, *a''*, *a'''*, *a''''*, les quatre premiers blastozoïdes encore en série linéaire; *el*, demi-cercle cellulaire mésodermique. — 2, phase plus avancée où les quatre blastozoïdes primaires s'enroulent autour du vitellus : *N*, vésicule nerveuse; *H*, orifice afférent; *Kl*, cloaque; *z*, vitellus nutritif. — 3, coupe transversale à travers l'un des blastozoïdes de la figure 1 : *pe*, sacs périthoraciques; *en*, branchie dans la région endostylaire; *d*, région opposée; *n*, téguments.

disparaît la forme larvaire primitive libre, le *têtard* qui, d'ordinaire, après avoir nagé quelque temps, se fixe et se change en ascidie.

L'embryon qui tient lieu de cette larve ne sort même

(1) T. H. Huxley, *On the Anatomy and Physiology of Salpa and Pyrosoma* (Phil. Trans., part. I, p. 567, et Proceed. of the Royal Society London, vol. VI, p. 37, 1851). — *On the Anatomy and Development of Pyrosoma* (Trans. Linn. Soc., vol. XXIII, 1859, p. 193-250, pl. XXX et XXXI). — A. Kovalevsky, *Ueber die Entwickelungsgeschichte der Pyrosoma* (Arch. für mikrosk. Anat., vol. XI, 1875, p. 597-635, pl. XXXVII-CLI). — W. Salensky, *Beiträge zur Embryonalentwickelung der Pyrosomen* (Zool. Jahrb., morph. Abt., vol. IV, 1890, p. 424-477, pl. XXVI-XXVIII, et vol. V, 1891, p. 1-98, pl. I-VIII).

jamais de l'œuf; il s'y résorbe après avoir produit postérieurement une sorte de bourgeon complexe que trois sillons transversaux divisent en quatre segments dont chacun devient un ascidiozoïde (fig. 31). L'œuf semble ainsi avoir formé d'un coup une colonie de quatre ascidiozoïdes qui demeurent unis toute leur vie et sont le point de départ d'un nouveau Pyrosome.

Ces faits sont d'une particulière éloquence; ils nous montrent comment, chez les animaux ramifiés, même lorsque les parties constitutives du corps sont aussi distinctes et autonomes que les ascidiozoïdes d'un Pyrosome, plusieurs zoïdes peuvent arriver à se former dans l'œuf par une simple accélération des phénomènes de bourgeonnement (1).

(1) Ces phénomènes de tachygénèse s'accompagnent chez les Tuniciers de migrations des éléments sexuels très significatives au point de vue du mode de formation des organismes complexes. Ainsi, chez les Botrylles, des connexions persistent entre des individus de trois générations successives constituant normalement un ascidiodème (fig. 32). Les œufs ne parviennent à maturité que dans un bourgeon de seconde génération par rapport à l'individu qui les a produits. Il n'en est pas de même des spermatozoïdes qui se développent complètement au lieu même où ils ont été formés. Il résulte de là, si toutefois on peut s'exprimer ainsi dans un cas de reproduction asexuée :

1° Que chaque ascidiozoïde contient trois sortes d'œufs : *a*) ceux qui achèvent leur développement à son intérieur et qu'il tient de son grand-père ; *b*) ceux qu'il reçoit de son père, auxquels il ne sert que d'hôte intermédiaire, et qu'il passera à ses fils ; *c*) ceux qu'il engendre lui-même, et à la maturité desquels ses petits-fils assisteront.

2° Que les spermatozoïdes d'un ascidiozoïde ne fécondent que les ovules produits par le grand-père.

Des faits du même ordre s'observent chez un certain nombre de Tuniciers, notamment chez les formes pélagiques, comme les Salpes et les Pyrosomes, ainsi qu'on le verra plus loin.

Il n'est pas sans intérêt de remarquer ici que les éléments sexuels femelles, chez les Tuniciers, semblent échapper à l'action de la tachygénèse qui affecte si fortement l'évolution des ascidiozoïdes.

La migration des éléments sexuels n'est d'ailleurs pas le privilège des Tuniciers. Ainsi, chez certains Bryozoaires (*Bowerbankia*, *Farella*, etc.), le polypide producteur de l'œuf meurt dans sa loge ; celle-ci bourgeonne un second polypide, dans la gaine tentaculaire duquel pénètre l'œuf du parent.

De même, chez les Spongiaires et la plupart des Polypes hydraires, les éléments femelles tout au moins n'arrivent à maturité qu'après avoir cheminé plus ou moins longtemps dans le spongiodème ou l'hydrodème,

La tachygénèse chez les animaux segmentés. — L'absence de la notion de la tachygénèse a jeté le plus grand trouble dans l'esprit des zoologistes relativement à la signification des segments du corps, si évidents chez les Arthropodes et les Vers annelés, et qu'on retrouve, avec un degré plus ou moins grand de netteté, chez tous les ani-

par exemple, comme l'ont montré les recherches de A. de Varenne (*), dont les résultats ont été fort étendus par A. Weismann (**). Chez un Polype hydraire gymnoblastique, le *Monobrachium parasiticum* Merej-

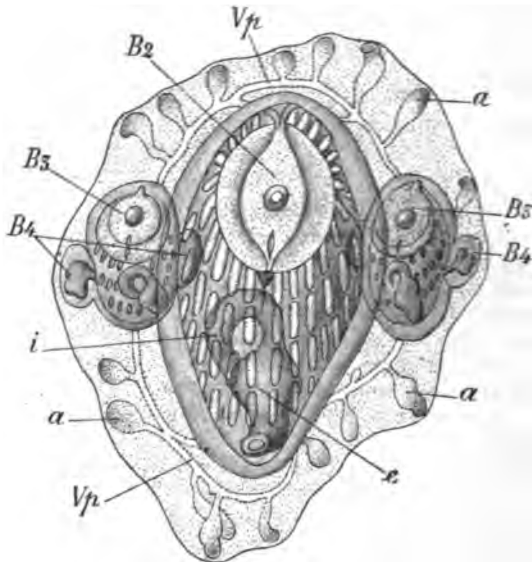


Fig. 32. — Jeune démule de *Botryllus violaceus* formé par le blastozoïde B_2, né de l'oozoïde et destiné comme lui à se résorber avant d'arriver à l'état adulte; de ses deux blastozoïdes B_3, porteurs chacun de deux bourgeons B_4. — *i*, intestin; *e*, estomac; *Vp*, vaisseau périphérique; *a*, ampoules vasculaires (d'après Pizon).

kowski, qui vit en commensalisme avec une *Tellina*, J. Wagner (***) a montré que les cellules sexuelles nées de l'hydrorhize n'atteignent le terme de leur développement que dans les canaux radiaires de la Méduse qui représente la forme sexuée de la colonie.

(*) A. de Varenne, *Recherches sur la reproduction des Polypes hydraires* (Arch. de zoologie expérimentale et générale, t. X, 1882, p. 611-710, pl. XXIX-XXXVIII).
(**) A. Weismann, *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen*. Iena, 1883, 295 p., Atlas 24 pl., fig. dans le texte).
(***) J. Wagner, *Recherches sur l'organisation du Monobrachium parasiticum* Merejkowski (Arch. de biol., t. X, 1890, p. 273-309, pl. VIII et IX).

maux à symétrie bilatérale dont l'organisation est quelque peu compliquée. Les séries diverses de formes ramifiées, étudiées dans le paragraphe précédent, commencent toutes par des formes simples fixées. Ces formes simples possèdent la faculté de bourgeonner, et, comme les végétaux qui vivent également fixés, elles bourgeonnent latéralement; c'est par leur bourgeonnement latéral que leur corps ramifié se constitue. Les formes libres auxquelles elles aboutissent ne sont que des parties détachées de corps fixés (Leptoméduses et Anthoméduses) ou des produits de la tachygénèse (Narcoméduses, Trachoméduses, Acalèphes, Siphonophores, Pyrosomes, Barillets, Salpes, Appendiculaires).

Cette notion si claire a été troublée à plusieurs reprises, par l'idée *à priori* que les formes primitives étaient toutes pélagiques (1), ce qui a conduit à faire descendre les Hydres des Méduses, les Ascidies des Appendiculaires, des Salpes et des Barillets. Mais cette généalogie à rebours est tout à fait contraire au principe fondamental de la patrogénie qui nous montre les premières Méduses naissant sur des hydrodèmes fixés, les Barillets et les Salpes présentant dans leur jeune âge, des caractères analogues à ceux des Ascidies et qui disparaissent plus tard. La considération de la tachygénèse montre d'ailleurs comment les formes fixées ont donné naissance aux formes libres (2), ces dernières conservant,

(1) Cette idée, en ce qui concerne les Tuniciers, émise par divers ascidiologues, notamment par W. A. Herdmann (*Report on the Tunicata*, Challenger Reports, part. I, vol. VI, 1882; part. II, vol. XIV, 1886; part. III, vol. XXVII, 1888), par M. Lahille (*Recherches sur les Tuniciers des côtes de France* Toulouse, 1890, etc.), a été développée d'une manière séduisante par Will. K. Brooks, dans sa belle monographie des Salpes [*The genus Salpa, a Monographie* (*with a supplementary paper by Maynard M. Metcalf*). Mem. Biol., Lab. John Hopkins Univ., vol. II, 1893, 396 p., 28 fig., 57 pl.].

(2) Dans leur excellent traité d'embryogénie, E. Korschelt et K. Heider (*Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere*, t. II, 1893, Iéna), comme l'un de nous l'avait fait dès 1881 (*Les colonies animales et la formation des organismes*, p. 378-401), regardent les formes ancestrales des Tuniciers comme des animaux fixés dès l'origine. La tunique cellulosique, l'hermaphrodisme, l'absence de trace de segmentation seraient des acquisitions dues à la vie sédentaire. Les formes solitaires seraient les plus primitives. Les Pyrosomes se rattacheraient aux Synascidies,

dans cette nouvelle existence, des caractères acquis durant la période de fixation et essentiellement liés à ce dernier genre de vie; c'est, sans aucun doute, la difficulté de comprendre ce retour à la liberté, en l'absence de la notion de tachygénèse, qui avait fortifié l'hypothèse tout à fait gratuite que les formes primitives étaient nécessairement pélagiques.

Ceci posé, il se trouve que toutes les formes primitives d'animaux ramifiés sont fixées, toutes les formes primitives des séries d'animaux segmentés sont, au contraire, libres. Dans ces dernières séries, les animaux fixés sont même tout à fait l'exception (Cirrhipèdes, Brachiopodes, Tuniciers) et leur fixation est habituellement tardive.

Il y a donc tout lieu de penser que le type des animaux segmentés est lié à la mobilité, comme le type des animaux ramifiés est lié à la fixation. D'autre part, il n'y a aucune raison d'admettre que la faculté de bourgeonner commune aux mérides de toutes les formes fixées, manque à ceux des formes libres. Nous avons montré toutefois (1) que la locomotion dans une direction déterminée, d'un méride symétrique, a pour conséquence d'orienter à 180° les bourgeons qui ne sont pas utilisés pour la locomotion, et de produire, par conséquent, un organisme segmenté. Sans doute, d'autres causes peuvent déterminer un arrangement linéaire de parties similaires, puisque cette disposition est réalisée par certaines tiges de végétaux (Équisétacées, Graminées), par de nombreux Polypes (*Antennularia*, *Sertularia*, Strobiles des Acalèphes, MELITODIDÆ, ISIDÆ), Bryozoaires (CRISIIDÆ), Ascidies (POLYCLINIDÆ), etc.); mais pour n'être pas nécessaire, la cause que nous venons d'attri-

dont ils représentent des colonies flottantes pourvues d'un cloaque commun; ils constitueraient un terme de transition entre celles-ci d'une part, les Barillets et les Salpes d'autre part. Quant aux Appendiculaires, ce seraient des larves parvenues à l'état de maturité sexuelle et provenant d'ascidies déjà fixées. E. Perrier a discuté une fois de plus la question et apporté de nouveaux arguments à l'appui de cette thèse dans son *Traité de zoologie*, p. 2171-2175.

(1) E. Perrier, *Les colonies animales et la formation des organismes*, p. 414, 1881. — *Traité de zoologie*, p. 37, 1893.

buer à la structure segmentaire du corps des animaux mobiles suffit à la produire. Si elle est réelle :

1° Les segments doivent présenter leur maximum d'indépendance dans les formes inférieures de chaque série.

2° Ils doivent, dans ces formes, se produire successivement, un à un.

3° Ils doivent être à peu près identiques entre eux et en nombre indéterminé.

4° Dans les types supérieurs, la tachygénèse doit amener leur formation de plus en plus rapide et presque simultanée en même temps que la réduction et la fixité de leur nombre.

Ces propositions sont strictement confirmées par tout ce que l'on sait du développement des trois séries d'organismes où la segmentation est le plus accusée : les Arthropodes, les Vers annelés et les Cestoïdes.

L'indépendance des segments ne va pas chez les Arthropodes jusqu'à la possibilité de s'isoler les uns des autres, ce qu'explique suffisamment la gaine continue de chitine qui les maintient unis entre eux ; mais cette indépendance s'accuse chez les formes inférieures des Vers annelés par leur faculté de se multiplier par scissiparité spontanée [CTENODRILIDÆ (1), SYLLIDÆ (fig. 33), *Filograna*, *Salmacina*, Naïdomorpha] ou de reconstituer de nouveaux individus à

(1) Cette indépendance des segments est particulièrement remarquable chez le *Ctenodrilus monostylos* (= *Monostylos prolifer* Vejdovsky = *Zeppelinia monostylos* Vaillant), découvert et étudié par M. Zeppelin (*Ueber den Bau und die Theilungsvorgange des Ctenodrilus monostylos*, n. sp. Zeitsch. für wiss. Zool., Bd XXXIX, 1883, p. 615-652, 2 pl.). Immédiatement en arrière d'un dissépiment, il se fait un étranglement qui, en s'accentuant graduellement, aboutit à la séparation de deux parties, dont l'une comprend la partie antérieure du corps, l'autre le reste. La première se reforme un anus, la seconde une bouche. Le même mode de division peut se continuer pour chacun des tronçons, de façon à donner lieu à des fragments qui se réduisent parfois à un seul segment, et qui doivent se refaire une bouche et un anus après la séparation. Ici, la division n'est pas précédée par un bourgeonnement qui prépare la rupture comme c'est généralement le cas chez les animaux qui présentent des phénomènes analogues de scissiparité. Les deux parties qui se séparent peuvent se comporter de manières différentes : l'une d'elles peut se diviser à nouveau, alors que l'autre se borne à régénérer ce qui lui fait défaut. Chaque tronçon, unisegmenté ou non, se comporte comme un individu indépendant.

l'aide de leurs fragments lorsqu'ils viennent à être acciden-

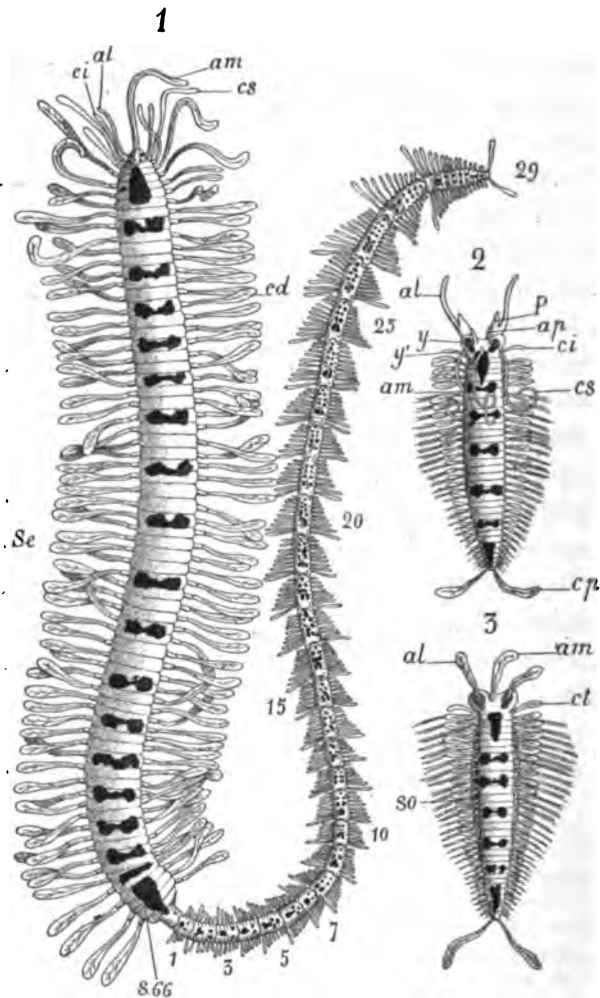


Fig. 33. — *Myrianida fasciata.* — 1. Souche portant à son extrémité postérieure une chaîne de 29 blastozoïdes sexués. — 2. Blastozoïde sexué mâle (*Polybostrichus*). — 3. Blastozoïde sexué femelle (*Sacconereis*). — *am*, antenne médiane ; *al*, antennes latérales ; *p*, palpes ; *ap*, antennes latérales postérieures ; *yy'*, yeux ; *ci*, *cs*, *ct*, cirres tentaculaires ; *cp*, cirres terminaux ; *so*, sac ovigère (d'après A. Malaquin).

tellement brisés (*Lumbriculus*, *Euaxes*) ou de régénérer les parties mutilées de leur corps (Oligochètes et Polychètes).

C'est la seule différence essentielle entre les séries des Arthropodes et des Vers.

Dans toutes deux, les formes inférieures ont des segments semblables et nombreux [Phyllopodes, Myriapodes, Polychètes errants (1), Lumbricimorphes]; dans toutes deux, les formes inférieures éclosent réduites à un petit nombre de segments [*Nauplius* (fig. 34) des Crustacés] ou même à un seul (Trochosphère des Polychètes errants), et les segments nouveaux se forment successivement un à un d'abord, puis plus ou moins rapidement, jamais

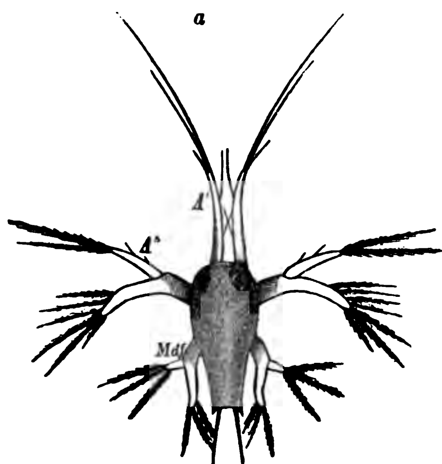


Fig. 34. — Stade *Nauplius* de *Penæus* vu par la face dorsale. — *A'* et *A"*, antennules et antennes; *Mdf*, mandibule (d'après Fr. Müller).

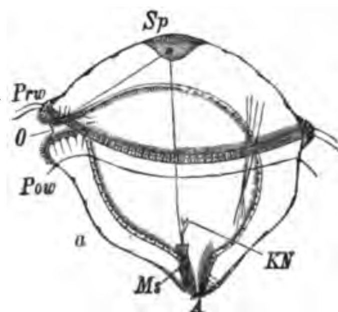


Fig. 35. — Embryon de *Polygordius*. — *Sp*, plaque apicale; *Prw*, couronne ciliée préorale; *O*, bouche; *Pow*, couronne ciliée postorale; *Ms*, mésoderme; *A*, anus; *KN*, néphridie céphalique (d'après B. Hatschek).

cependant simultanément; il est toujours facile de constater que les segments sont de plus en plus jeunes, à mesure que l'on se rapproche de l'extrémité postérieure du corps, et que le plus jeune est en contact immédiat avec le segment postérieur ou telson qui est toujours formé le second. Chez toutes deux, le nombre des segments est indéterminé chez les formes inférieures, mais il tend à se fixer chez

(1) Près de 500 segments chez certains Syllidiens (*Tripanosyllis ingens* H. P. Johnson, *Syllis longissima* Gravier), près de 900 chez certains Euniciens (*Eunice Kinbergi* Ehlers), etc.

les formes supérieures (21 par exemple chez les Malacostracés, 20 environ chez les Insectes, etc.) où leur indépendance se manifeste cependant encore par la faculté qu'ils ont de revêtir des caractères propres suivant les fonctions que leur assigne leur rang et de se grouper en régions distinctes : *tête*, *thorax*, *abdomen*. Ces régions peuvent se comporter comme des individualités distinctes, au point que les segments nouveaux peuvent se former à l'extrémité postérieure de chacune d'elles (nombreux Crustacés décapodes, certaines Annélides tubicoles); elles ont, d'ailleurs, quelquefois pour origine la formation arrêtée par la tachygénèse des éléments génitaux, d'un véritable individu sexué pourvu de caractères sexuels différents de ceux de la souche (*épigamie* des PHYLLODOCIDÆ, NEREIDÆ, EUNICIDÆ, SYLLIDÆ, HESIONIDÆ, GLYCERIDÆ, CIRRATULIDÆ), comme le démontre l'étude comparative des phénomènes de schizogamie, de blastogamie et d'épigamie dans la famille des Syllidiens (1).

La constitution métamérique du corps se conserve avec des caractères très nets chez les Vertébrés ; on en trouve des indices chez les Vers plats [Trématodes : *Stichocotyle*, *Dactylocotyle* (fig. 36), etc. ; Cestodes ; Turbellariés : *Procerodes segmentatus*) (fig. 37)], chez les Mollusques (CHITO-

(1) A. Malaquin, *Recherches sur les Syllidiens* (Mém. de la Soc. des sciences et arts de Lille, 1893).

Récemment, G. Pruvot (*) a émis l'idée que l'origine de la stolonisation chez les Syllidiens serait à rechercher dans les phénomènes d'*épigamie* ou d'*épitoquie*, liés eux-mêmes au développement des organes génitaux.

Edmond Perrier (**) a fait observer à ce sujet que la stolonisation se produit chez les Naidomorphes, Lombriciens d'eau douce chez lesquels on n'observe aucun phénomène d'épigamie. Bien plus, la stolonisation ne se montre chez ces animaux que pendant le temps où l'animal est asexué. La stolonisation est donc ici indépendante de l'épigamie et de la reproduction sexuée, dont elle est même l'antagoniste. Par tachygénèse, le développement des organes génitaux se superpose chez les Syllidiens à la stolonisation. L'épigamie est ici, non un phénomène *initial*, mais un phénomène *terminal*.

(*) G. Pruvot, *Sur l'évolution des formations stoloniales chez les Syllidiens* (C. R. Ac. des Sc., séance du 17 février 1902).

(**) Edmond Perrier, *Sur l'origine des formations stoloniales chez les Syllidiens* (C. R. Ac. des Sc., séance du 24 février 1902).

NIDÆ) (fig. 38); c'est dire qu'elle peut être étendue à toute la

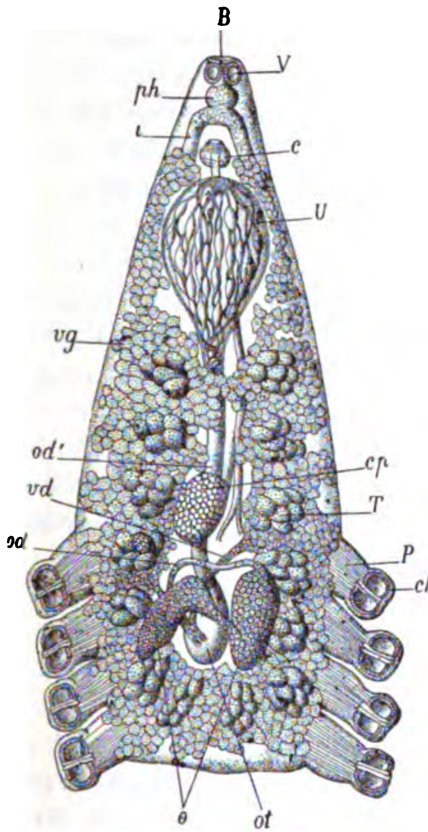


Fig. 36. — *Octobothrium* (*Dactylocotyle*) *pollachii*. — *B*, bouche; *V*, ventouse buccale; *ph*, bulbe; *i*, intestin; *vg*, vitellogène; *od*, *od'*, deux parties de l'oviducte; *vd*, vitelloducte; *o*, ovaire; *ot*, ootype; *ch*, boucles chitineuses fixatrices; *P*, parapodes postérieurs; *T*, testicules métamérides; *cp*, poche copulatrice; *U*, matrice; *c*, orifice de ponte (d'après van Beneden).

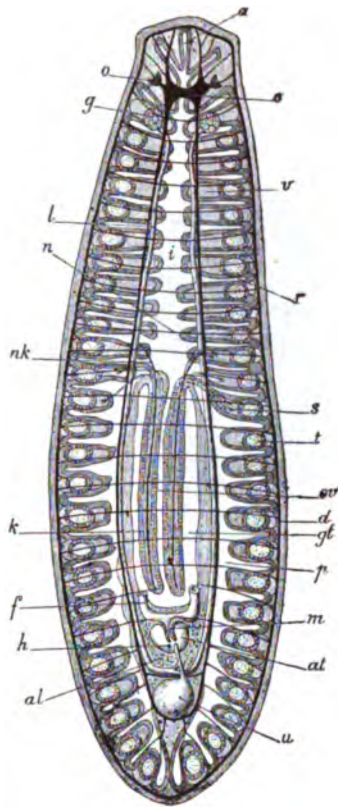


Fig. 37.— Organisation du *Procerodes segmentatus*. — *a*, branche antérieure du tube digestif; *o*, œil; *g*, ovaire; *e*, cerveau; *l*, troncs longitudinaux du système nerveux; *n*, nerfs; *i*, branche antérieure de l'intestin; *r*, ramifications latérales de l'intestin principal; *p*, branches postérieures de l'intestin; *t*, testicules; *ov*, oviducte; *k*, trompe; *d*, dissépiments; *v*, vitellogène; *nk*, nerfs de la trompe; *gt*, gaine de la trompe; *sn*, pénis; *at*, atrium génital; *al*, glande de l'albumen; *h*, orifice génital; *f*, canaux déférents (d'après A. Lang).

longue série des Artiozoaires, abstraction faite des formes

simples originelles. C'est un phénomène trop général, en tout cas, et trop remarquable pour que les naturalistes, après l'avoir constaté, n'en aient pas cherché l'explication. Aucune des hypothèses qui ont été faites à ce sujet n'explique la série de faits qui s'enchaînent si naturellement quand on les considère au point de vue où nous sommes placés, et l'on peut s'étonner que l'accord n'ait pas été rapidement fait sur cette question. Il y a, à cela, plusieurs causes relevant toutes de l'absence de méthode qui sévit si singulièrement sur des sciences dont l'unique but a été si longtemps la recherche de la « méthode naturelle » ; mais la méconnaissance de la tachygénèse a été la cause principale de ces divergences. La métaméridation du corps se manifestant chez les Vertébrés et Arthropodes concurremment avec un haut degré de solidarisation des parties, il en résulte que ses unités constituantes disparaissent devant l'individualité si haute de celui-ci. En conséquence, on considère le corps de ces animaux comme une unité initiale, fondamentale qui, par une vague raison de perfectionnement physiologique, ou pour des raisons mécaniques moins évidentes encore, se serait subdivisée. De même que les Arachnides, les Crustacés édriophthalmes, les Astacides et les Insectes, les Vertébrés naissent, munis de tous les segments de leur corps ; comme au cours de leur ontogénie, l'exoderme et l'entoderme demeurant continus, semblent par cela même affirmer l'unité de leur corps, dont le mésoderme seul se divise en segments, on a cru trouver dans ces ontogénies la démonstration de cette unité fondamentale du corps. Mais toutes les fois que les bourgeons ne se détachent pas du corps chez les Polypes, l'exoderme et l'entoderme demeurent continus ; il s'agit bien cependant ici d'un bourgeonnement typique ; d'autre part, les ontogénies auxquelles il est fait appel sont des onto-



Fig. 38. — *Chiton spinosus* (règne animal).

génies manifestement affectées de tachygénèse; elles se relient par une série ininterrompue d'intermédiaires aux embryogénies patrogéniques, où les segments se forment un à un et où la segmentation s'étend rapidement à tous les feuillets (SYLLIDÆ, NEREIDÆ, *Ophryotrocha*).

La production, par addition successive en avant du telson et par bipartition de celui-ci, de segments nouveaux équivalents à des bourgeons, reste le procédé fondamental de formation du corps; la localisation momentanée de la métaméridation dans le mésoderme, la formation simultanée d'un certain nombre de segments sont de simples faits de tachygénèse qu'il n'y a pas lieu d'opposer au mécanisme fondamental de la constitution du corps des animaux segmentés. Les théories physiologiques et mécaniques de la métaméridation perdent, ainsi, la seule base morphologique sur laquelle elles pouvaient s'appuyer, car elles sont, d'autre part, incapables d'expliquer les traits généraux de l'ontogénie des animaux segmentés.

On a tenté de substituer à la théorie de la métaméridation l'hypothèse d'une sorte de strobilation analogue à celle que l'on observe chez les Ténias et celle d'un recoupement des couches musculaires dû aux ondulations du corps de l'animal; ces théories ont plus ou moins séduit un certain nombre de naturalistes (1).

(1) Sans faire intervenir d'une manière aussi fondamentale l'action des organes génitaux, Y. Delage (*) admet, à l'exemple d'Edouard Meyer, que les mouvements ondulatoires ont pu faire apparaître la métamérie des Annélides, qui « fort probablement serait le résultat, non d'un bourgeonnement, mais d'un certain mode d'accroissement combiné à une influence biomécanique qui a son origine dans les conditions de vie de l'animal ». Sans insister sur ce que le bourgeonnement linéaire, tel que nous l'avons défini, rentre sans peine dans cette très élastique définition, nous ferons remarquer que la trochosphère a conservé encore sa forme primitive et tous ses caractères généraux, tant chez les Polychètes que les Géphyriens, qu'elle présente déjà, en avant du pygidium, une zone segmentée très nette. Quiconque a observé de telles larves ne songerait à attribuer cette segmentation précoce à des mouvements ondulatoires; la « cause actuelle » ne paraît pas être ici d'une évidence frappante. Y. Delage fait en outre

(*) Y. Delage, *La conception polyzoïque des êtres* (Revue scientifique, vol. X, 1896, p. 641-653, 14 fig.).

Ed. Meyer (1), par exemple, à qui on doit de fort beaux travaux sur les Annélides, considère ces animaux comme dérivant de Turbellariés pélagiques, puissants et rapaces. La métaméridation serait due, d'après cet auteur, au mouvement ondulatoire qui aurait morcelé les masses génitales primitivement continues. Les glandes génitales ainsi séparées auraient formé des centres métamériques autour desquels se seraient groupés les autres organes. Or, chez certains Vers annelés typiques, comme les Phyllodociens (2), la métaméridation, aussi nette à l'intérieur qu'à l'extérieur, affecte tous les organes, sauf l'appareil sexuel. La métaméridation des glandes génitales n'est donc pas primordiale; elle est

remarquer que le péritoine et ses dérivés se forment aux dépens du mésoderme qui se montre d'abord au voisinage du blastopore, que, par conséquent, les segments moyens auraient une peau, des vaisseaux, un intestin leur appartenant en propre, tandis que leur péritoine, la plupart de leurs muscles, leurs organes segmentaires et leurs glandes génitales proviendraient du segment terminal. A cet argument que l'auteur considère comme sans réplique, on peut opposer, — en admettant que la bande mésodermique qui commence à bourgeonner près du blastopore appartienne bien tout entière au pygidium, — que lorsqu'il se forme des chaînes d'*Autolytus*, de *Myrianis*, de *Chætogaster* ou de *Naïs*, les individus destinés à se détacher sont formés exactement par ce procédé et ont aussi emprunté leur mésoderme au telson de la souche, ce qui ne les prive en aucune façon de leur individualité propre.

Plus récemment, V. Ariola (*) a soutenu que la métamérie des Cestodes n'est pas primaire, mais acquise, c'est-à-dire produite pendant la vie parasitaire. Chez l'*Amphicotyle*, fait-il remarquer, chaque appareil reproducteur occupe un espace correspondant à trois ou quatre divisions extérieures ou proglottis. Il y a là simplement un cas de « double métaméridation », analogue à celui qu'on observe chez les Hirudinées (Voy. plus loin, p. 203), qui sont cependant incontestablement des vers métamérídés typiques. Le défaut de concordance entre la segmentation extérieure et les organes génitaux du *Diplogonoporus*, chez lequel on observe un double appareil reproducteur hermaphrodite dans chaque anneau, n'est pas un argument plus probant en faveur de la thèse de l'auteur. Le cas n'est pas isolé; on constate parfois deux paires de testicules dans le même segment chez la sangsue médicinale. On peut noter le même défaut de concordance entre la segmentation extérieure et les néphridies chez certains Capitelliens et chez quelques Oligochètes (Voy. p. 245) qui sont des animaux nettement métamérídés.

(1) Ed. Meyer, *Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesodermes*, Biol. Centralblatt, Bd X, 1890-91, p. 296-308.

(2) Ch. Gravier, *Recherches sur les Phyllodociens*, Bull. scient. de la France et de la Belgique, t. XXIX, 1896, 8 pl.

(*) V. Ariola, *La métamérie et la théorie de la polyzoïcité chez les Cestodes* (Revue générale des sciences pures et appliquées, 13e année, 1902, n° 10, p. 471-476, 4 fig.).

liée, en réalité, à celle de l'appareil circulatoire. Mais outre que l'on n'observe aucune concordance entre la longueur des segments du corps et celle de ses courbures pendant la natation, G. Bohn (1) a démontré que c'était non pas la *natation*, mais la *reptation* du Ver qui était liée à sa métaméridation et que la métaméridation avait été non pas la conséquence, mais la cause du mode de locomotion de l'animal. Elle est d'ailleurs entretenue ensuite par ce mode de locomotion; quand les dissépiments cessent d'être utilisés pour la produire, ils disparaissent par défaut d'usage comme dans la région moyenne du corps des Arénicoles et le corps tout entier des Géphyriens et des Arthropodes.

La théorie de la métaméridation due à A. Sedgwick (2) et à Caldwell (3), étendue par F. Houssay (4) aux Vertébrés, qui considère la segmentation comme le résultat de l'accroissement de volume, est impuissante à expliquer nombre de faits, notamment le bourgeonnement qui joue un rôle capital dans l'histoire des Cœlentérés et des Vers annelés. Cette théorie a été adoptée par d'assez nombreux zoologistes à cause de son allure mathématique. Mais l'introduction du langage et des méthodes mathématiques dans l'étude des phénomènes biologiques procure souvent des solutions qui n'offrent que l'apparence de la précision et l'illusion de la simplicité. Le fait que le volume croît proportionnellement au cube du rayon, la surface seulement proportionnellement au carré chez un animal en voie de croissance, point de départ de la théorie de Sedgwick et de Caldwell est indiscutable; mais les conséquences s'en font sentir dès que l'œuf commence à grandir. C'est appliquer trop tard la théorie que de

(1) G. Bohn, *Sur la locomotion des Vers annelés (Vers de terre et Sangsues)*, Bull. du Muséum d'Hist. nat., t. VII, 1901, p. 404-411.

(2) A. Sedgwick, *On the origine of metameric segmentation and some other morphological Questions* (Quart. Journal of microsc. Science, vol. XXIV, 1884, p. 43-82, 2 pl.).

(3) Caldwell, *Blastopore, mesoderm and metameric segmentation*, *id.*, vol. XXV, 1885, p. 15-28, 1 pl.

(4) F. Houssay, *Études d'embryologie sur les Vertébrés*, Arch. de zool. expér. et générale, 3e série, t. I, 1893, p. 1-94, 5 pl.

l'utiliser seulement pour l'explication du mécanisme de la métaméridation. Pourquoi les Vers devraient-ils attendre qu'ils aient acquis une certaine taille pour se segmenter, quand ils sont obligés de le faire à l'état de plastides?

D'ailleurs, ainsi que cela a été signalé par l'un de nous, dès 1881, et développé également par Korschelt et Heider dans leur *Traité d'embryologie*, l'ontogénie des animaux segmentés, est absolument contraire à toutes les théories de la métaméridation autres que celle du bourgeonnement.

Jamais, en effet, la métaméridation ne se montre tardivement et comme conséquence du fonctionnement d'autres organes; elle précède, au contraire, tous les phénomènes de distribution des organes et les détermine; c'est elle qui est le phénomène primitif et qui est — on ne saurait trop le répéter — le mécanisme même de la formation du corps. Si l'embryogénie est la répétition de la phylogénie, il ne saurait subsister aucun doute que les animaux segmentés primitifs se sont bien formés par l'addition successive de segments à un corps représentant lui-même au début un segment unique ou ooméride, d'où le nauplius et la trochosphère sont dérivés.

On peut donc conclure avec assurance que *la métaméridation est le résultat d'une blastogenèse rectiligne*. L'étude comparative du bourgeonnement chez les *Clavelina* et les *Perophora* d'une part, chez les POLYCLINIDÆ et les Salpes d'autre part, nous a montré comment un tel bourgeonnement en ligne droite pouvait se substituer au bourgeonnement latéral. Les deux coexistent chez les Bryozoaires, chez quelques Annélides (*Syllis ramosa*, *Trypanosyllis ingens* et *Trypanosyllis gemmipara*) et nous aurons à faire appel à ce phénomène important, lorsque nous aurons à expliquer l'organisation des Échinodermes.

La *Syllis ramosa* trouvée dans les canaux de diverses Hexactinellides, et décrite par W. C. Mac-Intosh (1), offre

(1) W.-C. Mac-Intosh, *Report on the Annelida Polychæta*, the Voyage of H. M. S. « Challenger », vol. XII, 1885.

un curieux exemple de bourgeonnement latéral avec stolons sexués présentant, chez le mâle comme chez la femelle, les caractères de l'épigamie la plus nette (soies natatoires, accroissement des yeux, etc.). Le genre d'existence de ce Syllidien ressemble, du reste, singulièrement à celui des organismes fixés, qui prennent presque toujours la forme ramifiée. Ce mode de bourgeonnement, étudié d'une façon plus approfondie par A. Oka (1), est, à un certain point de vue, une manifestation de l'indépendance relative des segments du corps.

Le cas signalé récemment par H. P. Johnson (2) est peut-être plus singulier encore. Un individu d'une première espèce, *Trypanosyllis ingens* nov. sp., recueilli à Pacific Grove (Californie), qui mesurait 13 centimètres de long, 6 millimètres de large, avec 476 segments, portait une trentaine de bourgeons fixés au voisinage de l'extrémité postérieure et remplis d'ovules.

Un individu d'une seconde espèce, *Trypanosyllis gemmipara* nov. sp. (de Puget Sound), ne portait pas moins de cinquante bourgeons à tous les stades de développement (fig. 39 et 40), formant une touffe compacte, fixée sur la face ventrale; treize d'entre eux, plus développés, avec chacun de vingt à vingt-huit segments mesurant $2^{mm},5$, en moyenne, avec un prostomium très réduit, muni de deux yeux très développés, étaient remplis de spermatozoïdes. Tous ces bourgeons étaient localisés sur une zone très limitée, laissant en arrière d'elle trente-trois segments très réduits en largeur, comme dans une extrémité régénérée, contenant également des spermatozoïdes. L'auteur ne peut affirmer si la zone de prolifération, d'ailleurs étroite, s'étendait sur un ou plusieurs segments. Aucune des ramifications n'était pourvue de ces soies natatoires qu'on observe d'ordinaire sur les bourgeons sexués des Syllidiens. Johnson compare ces bourgeons

(1) A. Oka, *Ueber die Knospungsweise bei Syllis ramosa* Mac-Intosh, Zool. Anzeiger, 1895, t. XVIII, p. 462-464, 4 fig.

(2) H.-P. Johnson, *Collateral Budding in annelids of the genus Trypanosyllis*, the American naturalist, vol. XXXVI, 1902, p. 295-315, 17 fig.

sexués sans tube digestif (?), sans soies natatoires des Trypanosyllis, aux fragments du fameux Palolo, dont Ehlers (1) a fait connaître la véritable signification (2). Le lien qui existe ici entre la formation des éléments sexuels et le bourgeonnement — puisque les cellules génitales sont localisées dans les ramifications — ne peut être attribué à l'influence

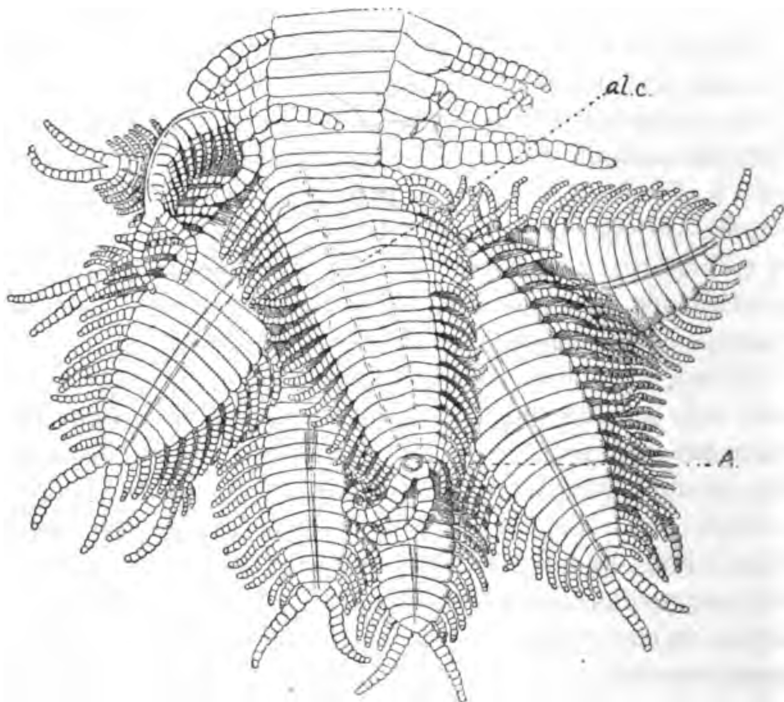


Fig. 39. — Bourgeonnement chez le *Trypanosyllis gemmipara*, face dorsale. Dans la région caudale rétrécie de la souche, on distingue la partie postérieure ciliée de l'intestin (*al.c.*) et l'anus A (d'après H.-P. Johnson).

de l'habitat. Les deux espèces en question, quoique d'allure plus lente que la plupart de leurs congénères, ne paraissent rien présenter d'anormal au point de vue biologique. Le

(1) E. Ehlers, *Ueber Palolo* (*Eunice viridis Grube*, Nachr. der K. Gesells. der Wissench. zu Göttingen, mat. phys. Klasse, 1898, pl. XIV).

(2) C. Viguier (*Sur la valeur morphologique de la tête des Annélides*, Ann. des Sc. natur., Zool., 8e série, t. XV, 1902, p. 281-310, pl. IX) fait très judicieusement remarquer que l'absence de tube digestif dans les stolons sexués est invraisemblable; l'évolution des cellules génitales dont ces stolons sont bourrés serait inexplicable.

bourgeonnement est un phénomène d'adaptation que nous montrent les autres Syllidiens schizogames et qui est de même nature que la localisation des éléments génitaux dans les Méduses chez les Polypes hydraires.

Il y a lieu de remarquer que la zone de prolifération est reculée à une limite inconnue chez les autres Syllidiens :

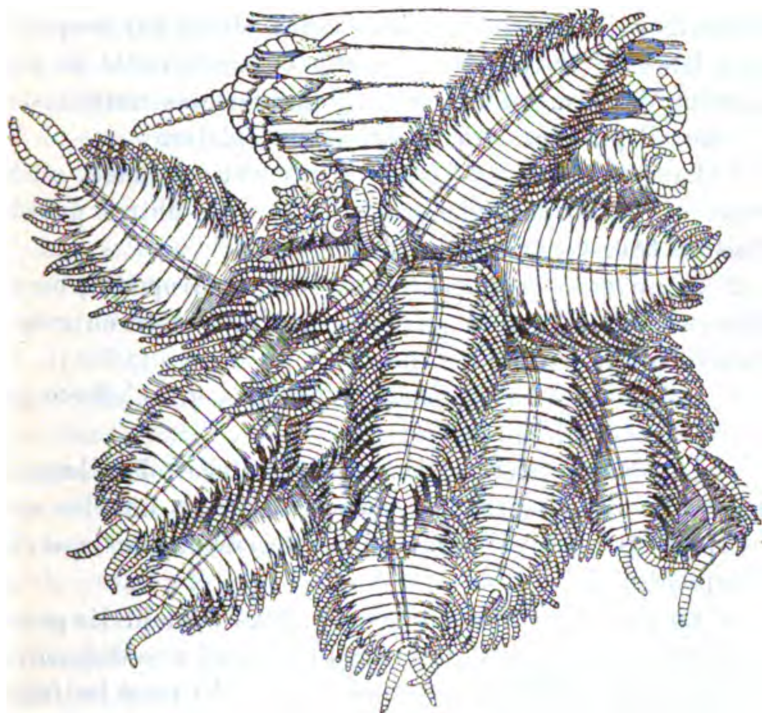


Fig. 40. — Bourgeonnement chez le *Trypanosyllis gemmipara*, face ventrale. On peut remarquer, surtout dans la partie gauche de la figure, le nombre considérable des bourgeons (d'après H.-P. Johnson).

l'animal a en tout trois cents segments chez la *Trypanosyllis gemmipara*, et la zone de prolifération ne laisse entre elle et le pygidium que trente-trois segments. L'exubérance du bourgeonnement sur cette zone compense l'exiguïté des stolons sexués qui se détachent à maturité.

Quoi qu'il en soit, il semble que ce bourgeonnement latéral en relation avec l'évolution des produits sexuels est

tout à fait distinct des cas de régénération ou d'hétéromorphose qui ont été signalés, tant chez les Polychètes que chez les Oligochètes par divers auteurs, notamment par de Saint-Joseph (1), E. A. Andrews (2), H. Friend (3), M. Caullery et F. Mesnil (4), etc.

La tachygénèse et les diverses sortes de métaméridation. — La considération de la tachygénèse permet encore d'éliminer des objections d'une autre nature par lesquelles on a tenté de restreindre la portée et la généralité du phénomène de la métaméridation. Pour certains naturalistes, il y aurait plusieurs sortes de métaméridation :

1° La *métaméridation complète* des Vers annelés, où les segments du corps sont séparés les uns des autres par des cloisons transversales ;

2° La *métaméridation extérieure* des Arthropodes, où ces cloisons font défaut et qui semble n'intéresser en conséquence que la paroi du corps ;

3° La *demi-métaméridation* des Vertébrés qui n'affecte que la région dorsale du corps ;

4° La *double métaméridation* des Hirudinées, dans laquelle des segments comparables à ceux des Vers annelés sont recoupés par des sillons qui n'intéressent plus que les téguments ;

5° La *métaméridation discordante*, dans laquelle les parois du corps et les organes internes présentent une disposition métamérique différente, comme cela a lieu pour les fentes branchiales et les segments musculaires de l'*Amphioxus* ;

6° La *métaméridation secondaire* qu'offrent des organes métamériques issus d'une ébauche qui ne l'était pas, comme

(1) De Saint-Joseph, *Les Annélides polychètes de Dinard*, Ann. des Sc. nat., 7e série, t. I, 1886.

(2) E.-A. Andrews, *Bifurcated Annelids*, The American naturalist, vol. XXVI, 1892, p. 725-733, pl. XXI ; *Some abnormal Annelids*, Quarterly Journal of microsc. Science, vol. XXXVI, 1894, p. 435-460, pl. XXXII-XXXIV.

(3) H. Friend, « *Hare-lip* » *in Earthworms*, Nature, vol. XLVII, 1893, p. 316-317.

(4) M. Caullery et F. Mesnil, *Sur un cas de ramification chez une Annélide* (*Dodecaceria concharum* Œrsted), Zool. Anzeiger, t. XX, 1897, p. 438-440, 3 fig.

le système néphridien ou les organes de la ligne latérale de divers Poissons;

7° La *fausse métaméridation* qui s'observe lorsque des organes se répètent régulièrement à la surface ou à l'intérieur d'un corps qui n'est pas lui-même métaméridé, comme les cercles d'épines de beaucoup de Nématodes et de Trématodes, les cérames des Chitons, les branchies des Éolidiens, les séries de dents de la *radula* des Mollusques, les diverticules du tube digestif des Planaires dendrocèles, les orifices respiratoires des Balanoglosses, les organes génitaux pariétaux de certaines Ascidies (*Culeolus, Styela plicata* et *canopoïdes*), les rangées de trémas de la branchie de presque toutes les Ascidies;

8° La *métaméridation appendiculaire* qui porte sur les appendices d'un corps métaméridé ou non, comme c'est le cas pour les appendices de tous les Arthropodes, le lobe céphalique des Glycères, les antennes et les cirrhes de quelques Polychètes (Syllidiens, Euniciens, etc.).

Ces distinctions paraissent au premier abord parfaitement justifiées, et l'attribution de certains traits d'organisation à l'une ou l'autre de ces catégories a fourni matière à des discussions d'autant plus vives, que de leur solution dépendait celle de problèmes plus importants, comme celui de la parenté des Mollusques ou des Vertébrés avec les Vers annelés.

Il est facile d'établir qu'entre ces divers types de métaméridation, les différences sont plus apparentes que réelles.

I. — En premier lieu, dans la métaméridation complète des Vers annelés, la métaméridation extérieure des Arthropodes, la demi-métaméridation des Vertébrés, le lieu et l'ordre d'apparition des segments nouveaux est exactement le même, ce qui rend déjà très vraisemblable que les segments, dans les trois cas, ont la même signification; mais, de plus, le mésoderme prend exactement la même part à la constitution des segments.

II. — La segmentation des embryons d'Arthropodes est tout aussi complète d'abord que celle des Vers annelés. Le

cas des Isopodes est particulièrement intéressant à ce point de vue. A un stade précoce du développement, il existe chez eux, à l'extrémité postérieure du corps, en voie de croissance, de grandes cellules analogues à celles qu'on observe chez les Annélides, les Mollusques, divers Arthropodes et l'*Amphioxus*. Ces cellules dites *téloblastes* (1) produisent des rangées de cellules plus petites ; elles se divisent ici en deux groupes : un groupe intérieur (*mésoblastes*) qui donne les cellules du mésoderme et un groupe extérieur (*ectoblastes*), d'où naissent les plaques nerveuses et l'ectoderme ventral (2). Or J. Pl. Mac-Murrich (3) a montré que les mésoblastes se divisent toujours exactement seize fois, les ectoblastes trente-deux fois avant de se résoudre en cellules plus petites. Les seize groupes de cellules ainsi formées engendrent les seize segments métanaupliens, situés en arrière de la deuxième maxille. En d'autres termes, chaque simple division des mésoblastes et chaque double division des ectoblastes forme un tout destiné à devenir un segment unique. Il est difficile d'imaginer une segmentation plus précoce et plus complète ; elle s'accuse d'ailleurs dans des organes franchement internes chez les Arthropodes primitifs, les organes génitaux des Thysanoures (Voy. fig. 61, 62, 63, p. 235, 236, 237), des Pédiculides, des Phasmides, par exemple.

La disparition des dissépiments chez les Arthropodes peut s'expliquer, nous l'avons dit, comme chez les Arénicoles et les Géphyriens par leur inutilité dans la locomotion.

III. — La demi-métaméridation des Vertébrés n'est très franchement, de son côté, que le résultat de la tachygénèse. Effectivement, chez l'*Amphioxus* dont l'identité de type avec

(1) Wilson, *The germ-bands of Lumbricus*, Journal of Morphology, vol. I, 1887, p. 183-192, pl. VII.

(2) On peut remarquer l'analogie que présentent ces faits avec la distribution des cellules initiales du méristème terminal des Cryptogames vasculaires et des Phanérogames.

(3) J. Pl. Mac-Murrich, *Embryology of the Isopod Crustacea*, Journal of Morphology, vol. XI, 1895, p. 63-154, pl. V-IX.

les Vertébrés ne saurait être contestée, la métamérie de l'embryon commence par être complète, et c'est tardivement que la partie ventrale des métamérides mésodermiques se transforme en une cavité continue, la moitié dorsale demeurant seule métaméridée. Si cette disposition apparaît d'emblée chez les embryons des Vertébrés, c'est par définition même, en quelque sorte, un phénomène de tachygénèse qui laisse intacte l'identité primitive de la métaméridation des Vers annelés et des Vertébrés. Ainsi disparaît une des objections les plus sérieuses à la parenté de ces deux groupes d'organismes. On ne saurait arguer que, chez l'*Amphioxus*, les métamères de droite ne correspondent pas à ceux de gauche, comme chez les Vers annelés et les Vertébrés; car le phénomène n'est pas rare chez les Vers annelés et s'explique chez l'*Amphioxus* par la torsion que présente à un certain moment la larve de ces animaux, torsion dont la signification est justement de première importance, pour l'intelligence du type Vertébré (1).

IV. — La double métaméridation des Hirudinées (2) s'explique parfaitement si l'on compare le corps de ces animaux à celui des Myrianides, des *Naïs* et autres Chétopodes gemmipares. La disposition des organes sensitifs montre que chaque segment complet est une véritable

(1) E. Perrier, *Traité de zoologie*, p. 2165.

(2) Chez les Hirudinées, les segments séparés par des constrictions régulièrement espacées ne sont pas rigoureusement semblables entre eux. Certains d'entre eux présentent des organes sensoriels signalés et étudiés en premier lieu par C.O.Whitman (*The Leeches of Japan*, Quart. Journ. of microsc. Science, vol. XXVI, 1886, p. 317-416, pl. XVII-XXI). Ces segments sensitifs sont séparés l'un de l'autre par un nombre déterminé — mais variable d'un genre à l'autre, et d'une région du corps à l'autre — de segments indifférenciés; chacun d'eux est le premier méride du zoïde qui s'étend jusqu'au méride sensitif suivant. La composition de ces zoïdes chez les différents types d'Hirudinées a été particulièrement mise en évidence par les travaux de S. Apathy (*Analyse der äussere Körperform der Hirudinen*, Mitth. aus der Zool. Stat. zu Neapel, t. VIII, 1888, p. 153-232, pl. VIII et IX) et de Raphaël Blanchard (*Courtes notices sur les Hirudinées*, Bull. de la Soc. zool. de France, 1892-96, t. XVII, XVIII, XIX, XXI; Mém. de la Soc. zool. de France, t. V, 1892; t. IX, 1896. — *Hirudinées de l'Italie continentale et insulaire*, Boll. Mus. zool. anat. comp., Torino, vol. IX, 1894, 84 p., 30 fig.).

gemme comparable à celles qui, chez ces animaux, se détachent pour former autant d'individus distincts (fig. 41 et 42). Chez les Hirudinées, la tachygénèse a provoqué la formation précoce et presque simultanée de ces gemmes qui ne se sont pas séparées et constituent par leur ensemble les régions moyenne et postérieure du corps de l'animal, la région antérieure demeurant composée de segments simples ou peu recoupés comme chez les Vers gemmipares. Des

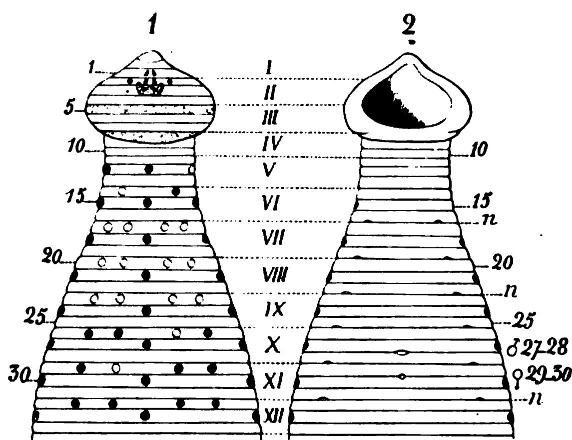


Fig. 41. — Schéma de l'extrémité antérieure de l'*Hemiclepsis marginata*. — 1, face dorsale; 2, face ventrale : *n*, orifice néphridien. Entre les mérides 27-28, orifice mâle; entre les mérides 29-30, orifice femelle. Les chiffres arabes numérotent les mérides; les chiffres romains, les zoïdes (d'après Raphaël Blanchard).

phénomènes analogues s'observent chez certains Polychètes, notamment chez les Glycériens et les Ophéliens, où l'exoderme de chaque segment est divisé en deux ou trois segments secondaires. Comme la division des segments dans les gemmes commence toujours par l'exoderme, on peut voir là également l'indication d'un commencement de formation de gemmes, dont la double segmentation des Hirudinées ne représente qu'un stade plus avancé.

Cette subdivision des segments permet peut-être d'expliquer les phénomènes d'alternance dans la morphologie des segments que l'on constate chez les Aphroditiens, parmi les Polychètes, et les Scolopendres, parmi les Myriapodes et dont

la diplopodie des Iules pourrait être une autre forme, si elle n'est pas simplement une modification de la bifurcation primitive des pattes de Crustacés. Il est bien évident d'ailleurs que tous les métamérides du corps d'un animal segmenté devaient avoir originairement la faculté de bourgeonner, la localisation de cette faculté au pénultième segment étant, comme nous l'avons expliqué, une conséquence de la locomotion.

V. — La métaméridation discordante est, en général, précédée par une phase où il y a concordance absolue entre les nombres des parties métaméridées. Ces parties deviennent plus tard indépendantes, et il peut arriver que les unes se multiplient plus rapidement que les autres, c'est ce qu'on observe pour les segments du corps d'une part et, d'autre part, les fentes branchiales de l'*Amphioxus*, les néphridies des Marsipobranches, des Sélaciens, des Cœcilies, etc. La discordance est donc le résultat d'une tachygénèse dont l'action a été inégale sur les diverses parties de métamérides qui ont subi au préalable une disjonction; c'est un simple accident de développement d'un corps normalement métaméridé.

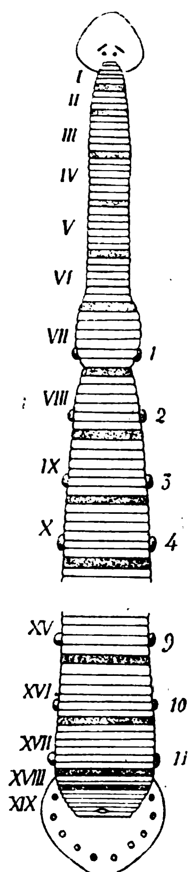


Fig. 42. — Les deux extrémités du *Cystobranchus fasciatus*. — Les chiffres romains désignent les zoïdes du cou et de la région moyenne ; les chiffres arabes, les vésicules contractiles latérales (d'après Raphaël Blanchard).

VI. — Il en est de même de la métaméridation secondaire. Le passage de ce mode de métaméridation à la métaméridation primaire est clairement indiqué dans le développement des deux séries de fentes branchiales de l'*Amphioxus* (fig. 43). Les fentes branchiales gauches se développent successivement au moyen d'ébauches indépendantes

et arrivent ainsi parfois jusqu'au nombre de quatorze, correspondant à autant de métamérides; c'est une métaméridation primaire des plus caractérisées; plus tard, cinq à sept de ces fentes se fermeront, le nombre total demeurant neuf, le plus souvent huit, quelquefois sept; les fentes branchiales de droite se constituent au contraire presque simultanément aux dépens d'une ébauche continue et leur nombre est d'emblée de huit. C'est le type de la *métaméridation secondaire*. On ne saurait mettre en doute cependant que les deux séries de fentes soient parfaitement homologues, et que le second procédé de développement soit plus rapide que le premier.

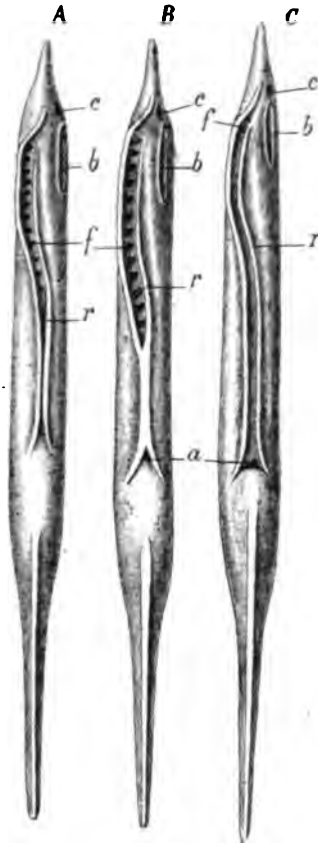


Fig. 43. — Trois stades successifs de la formation des fentes branchiales primitives et de la cavité péribranchiale chez les larves d'*Amphioxus*. — *C* est la plus jeune larve; *B*, la plus âgée. — *c*, fossette prébuccale; *b*, bouche; *r*, épipleures; *f*, fentes branchiales; *a*, anus (d'après Willey).

L'histoire des fentes branchiales de l'*Amphioxus* démontre simplement que la *métaméridation secondaire dérive de la métaméridation primaire par tachygénèse* ou encore que des *organes primitivement issus d'ébauches distinctes*, *métamériquement disposées peuvent se développer*, *par tachygénèse*, *aux dépens d'une ébauche continue qui se fragmente ou produit des bourgeons latéraux*. Ce second mode de tranformation est indiqué dans le développement du rein des Sélaciens, que de nombreux travaux, ceux de J. Rückert (1) et de J. W. van

(1) J. Rückert, *Ueber die Entstehung der Excretions-organe bei Selachier* (Arch. für Anat. und Physiol., Anat. Abth., 1888, p. 205-278, pl. XIV-XVI).

Wijhe (1) en particulier, nous ont fait connaître. Les premiers tubules néphridiens se développent suivant le type métamérique normal; ils se soudent les uns aux autres par leur extrémité fermée produisant un tube longitudinal qui s'allonge et sur lequel viennent se greffer les autres tubules, ce qui détermine une métaméridation secondaire du tube; mais, en raison de la rapide multiplication des tubules, la métaméridation est souvent discordante ou même totalement absente. En multipliant les tubules, la tachygénèse a fait ainsi disparaître la métamérie. Chez la plupart des Poissons, des Batraciens et chez tous les Vertébrés supérieurs, le type tachygénétique du développement s'est substitué au type patrogénique et la métamérie fondamentale du système néphridien a complètement disparu.

Ce même type tachygénétique s'observe dans le développement des organes de la ligne latérale dont la métamérie bien que secondaire ne perd rien par ce fait, quoi qu'on en ait pu dire, de sa valeur démonstrative, au point de vue de la constitution segmentaire du corps des Vertébrés (2).

VII. — L'existence des phénomènes de fausse métaméridation ne saurait être contestée. Les rayures du Tigre et du Zèbre, bien que se répétant irrégulièrement, n'ont très vraisemblablement rien à faire avec la segmentation du corps; la répétition des mêmes taches sur toute la longueur d'une penne d'Argus ne signifie nullement que cette penne soit articulée. Bien qu'il soit de plus en plus vraisemblable que les

(1) J. W. van Wijhe, *Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern* (Arch. für mikrosk. Anatomie, Bd XXXIII, 1890, p. 461-516, 3 pl.).

(2) Nos connaissances sur les organes de la ligne latérale chez les Poissons sé sont singulièrement accrues, grâce aux travaux de Ph. Allis, Guitel, Collinge, F. Leydig, F. J. Cole, etc. Ce dernier auteur, dans son travail le plus récent à ce sujet (*Observations on the structure and Morphology of the cranial nerves and Lateral sense Organs of Fishes; with special reference to the genus Gadus*, Trans. of the Linnean Society, London, vol. VII, 1898, p. 115-221, pl. XXI-XXIII), soutient que les organes latéraux des Poissons et des Batraciens ne sont pas homologues à ceux des Annélides, qu'ils n'ont rien à faire avec la segmentation; il pense que les ancêtres des Vertébrés n'avaient vraisemblablement point d'organes sensoriels segmentaires à la surface du corps.

Mollusques descendent des Vers annelés (1), le détour par lequel les Eolidiens sont redevenus vermiformes est trop long pour que, malgré leur fréquente disposition métamérique, on puisse attribuer à leurs branchies dorsales un rapport avec la segmentation primitive du corps; mais déjà, les cérames des *Chiton* semblent bien exprimer une véritable métaméridation et il pourrait très bien en être de même des ceintures épineuses de divers Nématodes et Trématodes, et des dispositions métamériques qui sont indiquées dans l'appareil circulatoire des Némertes, le tube digestif et les glandes génitales de nombreux Trématodes et Turbellariés, les glandes génitales de diverses Ascidies.

En raison de la simplicité que présentent souvent les organes de relation, de circulation et parfois de digestion, des Turbellariés, on a quelquefois considéré ces Vers plats comme des formes originelles, d'où on pourrait faire dériver les Polypes hydraires, les Cténophores (2) et par eux,

(1) E. Perrier, dans ses *Colonies animales*, a fait remarquer dès 1881 la ressemblance frappante qui existe entre l'armature pharyngienne des Euniciens et la radula des Mollusques.

Reprenant cette donnée, P. Pelseneer, à qui on doit de très importants travaux sur les Mollusques, rappelle dans un récent mémoire (*Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques*, Mém. cour. de l'Acad. des sc. de Belgique, t. LVII, 1900, 112 p., 24 pl.) que les plus proches parents des Mollusques sont à rechercher chez les Annélides Polychètes, et il fait remarquer à ce sujet que, chez les Euniciens, on trouve un pharynx musculeux rétractile avec une armature chitineuse et une innervation spéciale. (Des caractères du même ordre s'observent d'ailleurs chez d'autres Polychètes, notamment chez les Néréidiens et chez les Glycériens).

H. Heath (*The development of Ischnochiton*, Zool. Jahrb., Abth. Morph., Bd XII, 1899, p. 567-656, 5 fig., pl. XXXI-XXXV) va plus loin et cherche à homologuer les parties antérieures du corps des Chitons et des Annélides; pour lui la tête de l'Annélide correspond, chez les Chitons, à la région formée par la trompe, la première cérame et le sillon du manteau englobant les yeux. (Nous verrons plus loin, d'ailleurs, comment le Chiton étant incontestablement un animal segmenté, les autres Mollusques en sont dérivés.)

L. Plate (*Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen*, Zool. Jahrb., Suppl. 1897, p. 1-243, Taf. 1-12, 7 fig.; 4, Suppl. 1894, p. 15-216, Taf. 2-11; *Nachtrage zum Theil B, Fauna Chilensis*, 1901, Bd II, Hft. 2, Taft. 5, p. 281-285, p. 586-600) n'admet pas que les Mollusques descendent d'ancêtres semblables aux Euniciens, mais pense que les deux groupes dérivent d'animaux turbellariformes, comme Lang et Ed. Meyer.

(2) A. Kovalevsky, *Ueber Cœloplana Metchnikovi* (Zool. Anz., vol. III, 1880,

peut-être, les Acalèphes, les Mollusques (von Jhering) (1), les Vers annelés (A. Lang), puis, par ces derniers, les Arthropodes et les Vertébrés. C'est tout une généalogie nouvelle du Règne animal. Malheureusement, cette généalogie prête à bien des critiques (2).

1° Les Turbellariés ne sont pas aussi simples qu'ils le paraissent; leur appareil excréteur et surtout leur appareil génital présentent des complications qui excluent l'idée d'organismes primitifs, mais qui font naître l'idée qu'on pourrait bien se trouver en présence d'organismes modifiés par le parasitisme et issus des Trématodes.

2° Les Polypes hydraires sont bien moins complexes que les plus simples des Turbellariés et il n'y a aucune raison d'assimiler même leurs larves à des Turbellariés.

3° Les Mollusques ont très vraisemblablement pour origine des animaux segmentés; c'est donc par les animaux segmentés qu'ils dériveraient des Turbellariés, comme les Vertébrés; la question de l'origine de ces animaux est dès lors ramenée à celle-ci : les animaux segmentés peuvent-ils provenir d'un simple recoupement du corps d'animaux qui pri-

p. 140). — A. Korotneff, *Ctenoplana Kovalevskyi* (Zeitsch. für wiss. Zool., vol. XLIII, 1886, p. 242-251).

(1) H. von Jhering, *Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken*, Leipzig, 1877. — A. Lang, *Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel* (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, XI, 1884, 688 p., 39 pl., 54 fig. dans le texte).

(2) Ainsi que M. Edmond Perrier l'a indiqué dans son *Traité de Zoologie* (p. 1860), la manière de voir de A. Lang concernant la parenté des Cténophores et des Turbellariés tend à être de plus en plus abandonnée aujourd'hui; on s'accorde à reconnaître que les similitudes entre les jeunes *Cœloplana* et *Ctenoplana* et les Turbellariés ne sont, en somme, que des phénomènes de convergence dus à la reptation. En outre, ainsi que Y. Delage et E. Hérouard le font remarquer (*Traité de Zoologie concrète*, II, *Cœlentérés*, 1901), rien, chez les Cténophores, ne représente les néphridies si caractéristiques des Vers.

Cependant, H. Eisig (*Zur Entwickelungsgeschichte der Capitelliden*, Mitth. der zool. Station zu Neapel, Bd XIII, 1898, p. 1-292, Taf. 1-9) qui pense reconnaître une disposition radiaire dans certaines ébauches de la larve, persiste à faire dériver les Annélides des Cténophores. Pour cet auteur, les Turbellariés, ancêtres directs des Annélides, avant d'avoir atteint le stade trochophore typique, se seraient détachés de la forme souche semblable aux Cténophores.

mitivement étaient continus? Nous avons exposé précédemment les raisons morphologiques, physiologiques et embryologiques qui s'opposent à ce que l'on puisse accepter cette manière de voir. Mais certains Vers plats présentent soit une métaméridation incontestable (*Procerodes segmentatus*, étudié par A. Lang) (1), soit des indications plus ou moins évidentes de ce mode de constitution du corps [ventouses du *Stichocotyle*, parapodes et testicules des *Dactylocotyle*, annulation régulière du corps des *Temnocephala*, *Apoblema*, *Plectanocotyle*, des jeunes *Udonella*, *Pteronella Diplozoon* (fig. 44 et 45), ceintures ciliées des larves et commissures du tube digestif des *Polystomum*, segmentation des larves de *Diplozoon*, commissures annulaires constantes du système nerveux, branches latérales du tube digestif des Dendrocèles, etc.]. La parenté des Vers plats et des Vers annelés serait donc parfaitement admissible, si l'on pouvait montrer comment la filiation a pu s'établir. C'est ce que la considération de la tachygénèse permet encore de comprendre, à la condition de considérer les Trématodes et les Turbellariés non plus comme des formes originairement *simples*, mais comme des formes simplifiées ou, si l'on aime mieux, dégénérées.

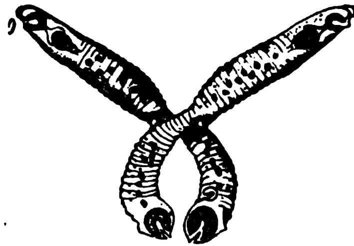


Fig. 44. — *Diplozoon paradoxum*, adulte. — *O*, bouche (d'après E. Zeller).

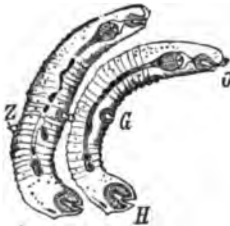


Fig. 45. — Deux jeunes *Diplozoon* à l'état de *Diporpa* en train de se souder l'un à l'autre. — *O*, bouche; *Z*, saillie dorsale et *G*, ventouses ventrales par lesquelles s'accomplit la soudure; *H*, appareil adhésif postérieur (d'après E. Zeller).

Les Sangsues, les Myzostomidés (fig. 46) montrent comment on peut passer des Vers chétopodes aux Vers parasites mu-

(1) A. Lang, *Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cœlenteraten und Hirudinen* (Mitth. der Zool. Stat. zu Neapel, Bd III, 1882, p. 187-251, 3 pl.).

nis de ventouses, comment la cavité générale peut s'oblitérer, comment, par conséquent, les caractères essentiels des Trématodes peuvent être réalisés (1).

Le parasitisme ayant pour conséquence d'annihiler, pour

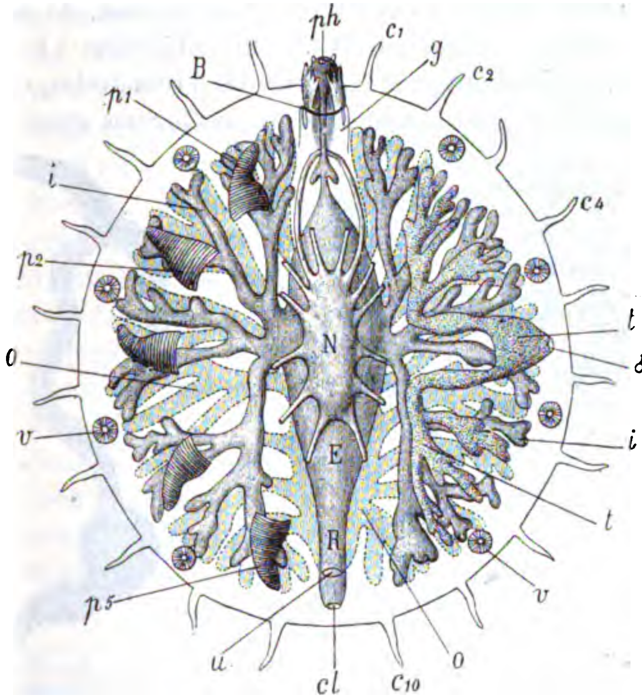


Fig. 46. — Figure schématique représentant l'organisation d'un *Myzostomum*. — *ph*, pharynx : c_1-c_{10}, cirres marginaux ; *B*, bouche ; p_1-p_5, parapodes ; *v*, ventouses ; *i*, ramifications du tube digestif ; *E*, estomac ; *R*, rectum ; *o*, ovaire ; *u*, orifice femelle ; *cl*, cloaque ; *t*, testicule ; ♂, orifice mâle ; *N*, chaîne nerveuse (d'après L. von Graff).

ainsi dire, l'appareil locomoteur dans lequel la métaméridation est principalement exprimée, d'atrophier les muscles

(1) Parmi les Polychètes, certains Amphinomiens qui mènent une vie plus ou moins sédentaire, comme les *Hipponoe*, au corps fusiforme, aplati, muni de soies ventrales en crochets bifides, plus encore, le genre *Spinther*, étudié d'une manière approfondie par L. von Graff (*Die Annelidengattung Spinther*, Zeitsch. für wiss. Zool., t. XLVI, 1888, p. 1-67, pl. I-IX), dont la physionomie rappelle de si près celle des Myzostomes, fournissent comme l'un de nous l'a indiqué (Ch. Gravier, *Contribution à l'étude des Annélides Polychètes de la mer Rouge*, 2e partie, Nouvelles Archives du Muséum, 4e série, t. III, fasc. 2, 1901, p. 149-268, 4 pl., 123 fig. dans le texte) des termes de passage entre les Chétopodes et les Vers parasites.

et le système nerveux, la disparition de la segmentation externe est la conséquence nécessaire du phénomène. Elle peut encore s'accuser au cours de l'ontogénie (*Polystomum*, *Diporpa*, etc.), mais la tachygénèse tend à la faire disparaître même dans ces conditions. Son absence, du moment qu'elle est prévue, ne saurait être une objection à l'explication qui est ici donnée de l'origine des Trématodes, dont les Turbellariés ne sont eux-mêmes que des formes ayant recon-

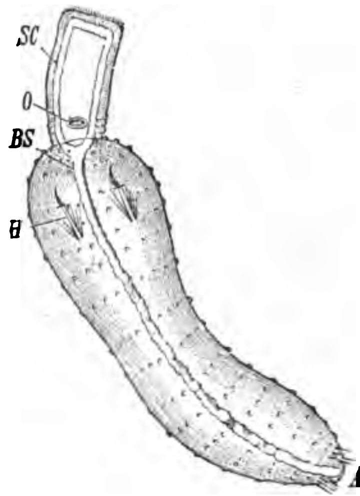


Fig. 47. — Jeune *Echiurus* vu par la face ventrale. — *SC*, collier nerveux à l'intérieur du lobe pré-buccal; *O*, bouche; *BS*, chaîne ventrale; *H*, la paire antérieure de soies; *A*, anus précédé de deux cercles de soies (d'après B. Hatschek).

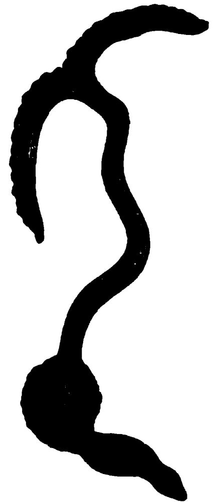


Fig. 48. — *Bonellia viridi*, femelle (d'après Lacaze-Duthiers).

quis leur liberté, et qu'on peut d'ailleurs considérer comme des sortes de parasites externes, d'animaux fixés tels que les Éponges, les Polypes coralliaires ou les Ascidies composées.

L'histoire des Géphyriens montre d'ailleurs toutes les étapes de la disparition de la métaméridation, non plus chez des animaux parasites, mais chez des animaux sédentaires, vivant à demeure dans les trous qu'ils se sont creusés et où ils n'effectuent que des mouvements très limités. Chez ces animaux, l'on ne trouve pas de cloisons internes; les *Echiurus* (fig. 47) ont encore en arrière des couronnes de soies

locomotrices et une paire de soies antérieures; les *Bonellia* (fig. 48) ont une paire de soies locomotrices; les SIPUNCULIDÆ en ont à l'état jeune, pas à l'état adulte; les PHORONIDÆ n'en ont à aucune époque. L'ontogénie s'accélère dans ce même ordre. Le mésoderme (fig. 49 et 50) des embryons d'*Echiurus* (1) et de *Bonellia* (2) se divise momentanément en un grand nombre de métamères qui rappellent ceux des embryons de Polychètes à ontogénie très accélérée; on ne voit plus rien de semblable chez les *Sipunculus* (3), dont les trois paires de soies locomotrices accusent encore cependant, par leur disposition et leur mode d'apparition, la métaméridation. Le développement des *Phoronis* (4) est tellement accéléré que l'embryon produit presque en même temps son propre tégument et le tégument futur de l'adulte (fig. 51); ce dernier est d'abord un sac interne qui se dévagine brusquement en même temps qu'y pénètre le tube digestif;

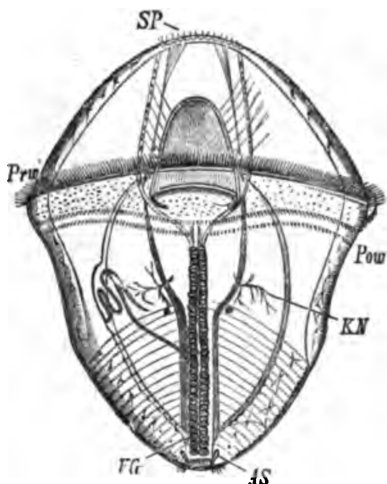


Fig. 49. — Embryon d'*Echiurus*. — *SP*, plaque apicale; *Prw*, couronne ciliée préorale; *Pow*, couronne ciliée postorale; *KN*, pronéphridies; *VG*, chaîne nerveuse; *AS*, poches rectales (d'après B. Hatschek).

(1) B. Hatschek, *Ueber Entwickelungsgeschichte von Echiurus und die systematische Stellung der Echiuridæ* (*Gephyræi chætiferi*) (Arb. der Zool. Stat. Triest. t. III, 1880. p. 45-79, pl. IV-VI).

(2) A. Rietsch, *Études sur les Géphyriens armés ou Echiuriens* (Recueil zool. suisse, t. III, 1886, p. 313-515, pl. XVII-XXII).

(3) B. Hatschek, *Ueber Entwickelung von Sipunculus nudus* (Arb. d. zool. Instit., Wien, V, 1883, p. 61-140, pl. IV-IX).

(4) A. T. Masterman, *On the Diplochorda : 1, The Structure of Actinotrocha; 2, The Structure of Cephalodiscus*; 3, *The early development and anatomy of Phoronis Buskii Mac Intosh* (Quart. Journ. of microsc. Science, vol. XL, 1897, p. 281-366, pl. XVIII-XXVI; vol. XLIII, 1900, p. 375-418, pl. XVIII-XXI). — L. Roule, *Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens* (Ann. des Sc. nat., Zool., t. XI, 1900, p. 51-249, pl. II-XVI).

l'anus d'abord terminal devient brusquement dorsal par ce procédé d'une tachygénèse si intense. Il résulte de ces faits : 1° que si l'on admet la loi de Serres, il faut également admettre que les Géphyriens descendent des Vers annelés et

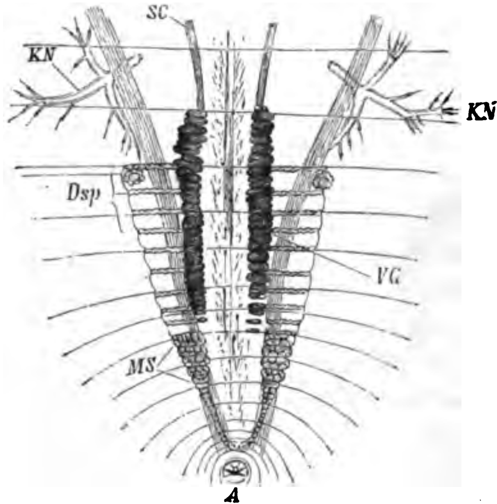


Fig. 50. — Face ventrale plus grossie du même embryon pour montrer la bandelette mésodermique et sa métaméridation. — *SC*, commissure œsophagienne; *Dsp*, dissépiments des métamères antérieurs du tronc; *MS*, bandelette mésodermique; *A*, anus; *VG*, chaîne nerveuse; *KN*, pronéphridies (d'après B. Hatschek).

ne sont nullement, comme on l'a dit encore récemment, un tronc primitif duquel une foule de formes auraient divergé (1);

(1) Y. Delage et E. Hérouard (*Traité de zoologie concrète*, t. V, *Les Vermidiens*, 1897) considèrent les Géphyriens comme le point de départ de tous les « Vermidiens ». Les Échiurides — par l'intermédiaire du *Sternaspis*, que ces auteurs incorporent aux Géphyriens comme le faisait autrefois de Quatrefages — auraient donné naissance aux Annélides. Les Sipunculides, par les Phoronis, se rattacheraient aux Bryozoaires qui, eux-mêmes, seraient apparentés d'une part aux Brachiopodes, d'autre part aux Rotifères, et par ceux-ci aux Gastrotriches, aux Échinodères, aux Chétognathes et finalement aux Nématodes; enfin, en troisième lieu, aux Rhabdopleura et Cephalodiscus qui conduisent (?) au Balanoglossus et aux Chordata (?). A. T. Masterman a réuni sous le nom de *Diplochorda* les genres Phoronis, Rhabdopleura et Cephalodiscus; les Diplochorda avec les Hemichorda (Balanoglossus) forment le groupe des *Archichorda*, d'où seraient dérivés les *Urochorda* (Tuniciers), les *Cephalochorda* (Amphioxus) et les *Euchorda* (Vertébrés). L. Roule nie toute affinité entre les Phoronis et les Balanoglosses; il admet, en revanche, dans les premiers stades du déve-

2° que des animaux primitivement segmentés sont susceptibles de ne plus présenter au cours de leur ontogénie aucune trace de segmentation; 3° que beaucoup de répétitions de parties qu'on a pu considérer comme n'étant qu'une fausse métaméridation, dépendent d'une véritable métamé-

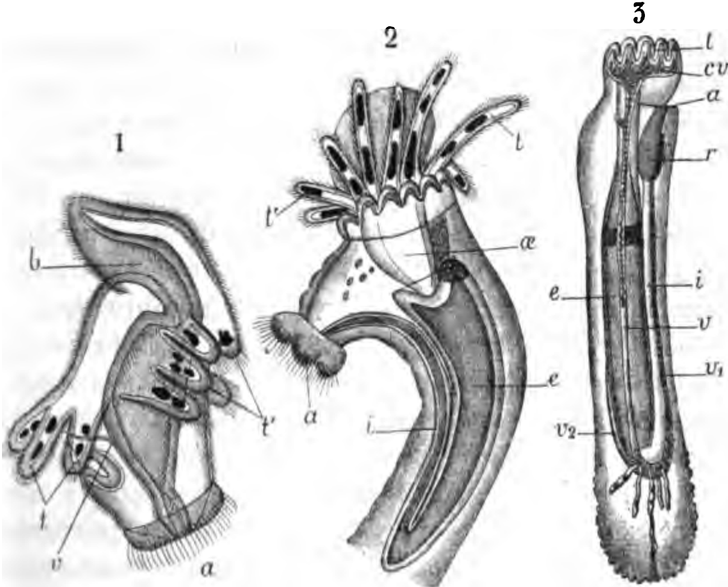


Fig. 51. — Formes successives des *Phoronis*. — 1, jeune larve *Actinotrocha*, l'époque de la formation du sac destiné à être dévaginé pour former la paroi du tronc : *b*, bouche ; *t*, tentacules ventraux ; au-dessous d'eux, le sac évaginable ; *v*, estomac ; *t'*, tentacules dorsaux ; *a*, anus avec sa couronne vibratile. — 2, larve de *Phoronis* après l'évagination : *t*, *t'*, tentacules ; *æ*, œsophage ; *a*, anus ; *e*, estomac ; *i*, intestin désormais contenu dans le sac évaginé. — 3, jeune *Phoronis* : *t*, tentacules ; *cv*, canal sous-tentaculaire ; *a*, anus ; *e*, estomac ; *i*, intestin ; v_1, canal dorsal ; v_2, canal latéral (d'après Metschnikoff).

ridation et doivent être, pour cette raison, soigneusement étudiées et relevées.

Des considérations semblables à celles que nous avons développées relativement aux Trématodes, permettent de considérer les Nématodes comme des Arthropodes dégradés

loppement des Phoronis, quelque rapprochement avec les Vertébrés. Ces manières de voir auxquelles la morphologie ne fournit pas le moindre appui seront discutées plus loin. — A. Conte et C. Vaney (*Contributions à l'étude anatomique du* Rhabdopleura Normani Allm., C. R. Ac. des Sc., 1902) ont montré que la prétendue notochorde du *Rhabdopleura* n'est autre chose que l'extrémité antérieure du pédoncule.

par le parasitisme et chez qui la tachygénèse a fait disparaître toute trace de métaméridation au cours de l'ontogénie.

Maupas (1) a montré que chez des Nématodes appartenant à cinq genres différents (*Cephalobus*, *Rhabditis*, *Leptodera*, *Angiostoma*, *Tylenchus*) qui vivent dans des conditions très diverses, l'évolution présente constamment cinq stades séparés par quatre mues. A chaque mue, le tégument se renouvelle complètement, l'ancien est rejeté et l'animal tombe dans un état de léthargie dont la durée varie avec celle de la vie larvaire. Ces mues correspondent chacune à un état de développement bien défini, à tel point que l'examen des organes, et en particulier celui des glandes génitales, permet d'indiquer à quel stade se trouve un animal déterminé, et de dire par conséquent, le nombre des mues effectuées et de celles qui doivent se produire encore. Ces mues d'évolution, qu'il ne faut confondre avec les mues et desquamations saisonnières, sont identiques à celles que présentent les Arthropodes. Chez la plupart des Lépidoptères hétérocères, on observe de même quatre mues d'accroissement suivies de deux autres mues qui accompagnent les métamorphoses correspondant à la nymphose et à l'état parfait. De plus Conte (2) a observé chez les Nématodes une régression de l'endoderme larvaire analogue à celle qu'ont signalée divers auteurs qui ont étudié les métamorphoses chez les Holométaboliens : Heymons chez les Orthoptères, Lécaillon chez les Chrysomélides, et aussi à celle que Reichenbach a fait connaître chez l'Écrevisse, etc.

Enfin E. Perrier et Künckel d'Herculais (3) ont montré que les pseudochrysalides des Cantharidiens découvertes par Fabre correspondent, non à une *hypermétamorphose*,

(1). E. Maupas, *La mue et l'enkystement chez les Nématodes* (Arch. de zool. expérim. et génér., 3e série, t. VII, 1899, p. 563-628, pl. XVI-XVIII).

(2) A. Conte, *Contributions à l'embryogénie de Nématodes* (Ann. de l'Université de Lyon, nouv. série, fasc. 8, 1902, 133 p., 137 fig. dans le texte).

(3) J. Künckel d'Herculais, *Observations sur l'hypermétamorphose ou hypnodie chez les Cantharidiens. — La phase dite de pseudo-chrysalide, considérée comme phénomène d'enkystement* (Comptes rendus de l'Acad. des Sciences, t. CXVIII, 1894, p. 360).

mais à un simple phénomène d'enkystement qui se produit, comme chez les Nématodes, à la fin du second stade de développement.

Tous ces faits concordants affirment les affinités des Arthropodes et des Némathelminthes, pressenties par Claparède et par Bütschli, précisées par Edmond Perrier qui a réuni tous ces animaux dans une même série (CHITINOPHORES) (1). On ne saurait objecter à cette manière de voir le fait que la cuticule des dépouilles exuviales des Nématodes est soluble dans l'eau. La chitine n'a pas une composition uniforme; celle des Crustacés, imprégnée de calcaire, n'est pas identique à celle des Insectes. Du reste, l'enveloppe kystique des Nématodes acquiert la même résistance que la plupart des autres substances chitineuses; elle peut séjourner des mois dans l'eau sans s'altérer.

Dans une autre direction, l'histoire des Géphyriens laisse voir comment les Mollusques, dont les Chitons attestent la parenté avec les Vers annelés, ont pu perdre eux aussi, toute métaméridation apparente, même au cours de leur ontogénie, quoique leur évolution commence exactement comme celle des Annélides polychètes.

En présence de ces faits, comment ne serait-on pas frappé de la clarté que cette conception si simple de la tachygénèse jette sur les rapports des groupes les plus variés du Règne animal et comment pourrait-on méconnaître sa fécondité?

VIII. — La métaméridation appendiculaire elle-même n'est peut-être pas aussi éloignée qu'elle le semble au premier abord d'une métaméridation vraie. Quelle est, en effet, la signification des appendices des Arthropodes? Si l'on considère que chez les Pycnogonides, des diverticules du tube digestif pénètrent dans les pattes, et qu'il en est de même pour certains types, des organes génitaux; que, chez toutes les Araignées, l'estomac envoie de même un diverticule vers

(1) Edmond Perrier, *Traité de zoologie*, p. 1345.

la base de chaque appendice, on sera amené à penser qu'il n'y a pas absurdité à se demander si ces appendices n'étaient pas primitivement des bourgeons latéraux qui ont été adaptés à la marche, comme les tentacules des polypes hydraires, susceptibles d'être remplacés par des Méduses (*Coryne*), sont des bourgeons subordonnés à un bourgeon principal, adaptés à la préhension, mais de même nature que ceux qui évoluent en individus distincts. Dans cette hypothèse, les appendices des Articulés ne feraient que répéter la métaméridation même du corps qui les a produits.

De cette discussion, il résulte, en somme, que la métaméridation doit être considérée comme le mode fondamental de complication des organismes bilatéraux et que ceux de ces organismes qui semblent y échapper s'y laissent facilement ramener, quand on tient compte de l'action simplificatrice de la tachygénèse.

III

LA TACHYGÉNÈSE DANS LE DÉVELOPPEMENT DES ORGANES

Modes d'action de la tachygénèse dans le développement des organes. — En raison de l'indépendance relative que conservent les uns vis-à-vis des autres les organes d'un même méride, la tachygénèse peut les affecter différemment et déterminer des phénomènes qui, tantôt masquent d'une façon plus ou moins complète la véritable nature des organes sur lesquels ils ont porté, tantôt déterminent l'apparition de dispositions organiques nouvelles d'une importance considérable. La tachygénèse agit encore ici comme un élément de modification des organismes, ce que nous lui avons déjà vu faire lorsqu'elle portait sur les modes de formation des mérides ou des zoïdes d'un organisme.

Son action consiste essentiellement :

1° A faire apparaître d'emblée avec leur forme et à leur place définitive des organes qui ont subi au cours de l'évolution phylogénétique une transformation ou un déplacement que l'ontogénie répète encore dans un certain nombre de cas.

2° A faire apparaître en une seule pièce des organes qui se sont constitués phylogénétiquement par la soudure d'organes voisins verticillés, symétriques ou métamériques.

3° A détacher des organes qui doivent subir une transformation au cours de la vie, des bourgeons dormants qui les doublent, grâce auxquels les organes disparaissent au lieu de se transformer et sont remplacés par d'autres qui présentent immédiatement la forme précédemment réalisée par des modifications successives de l'organe primitif.

4° Ces bourgeons une fois constitués, à les faire se développer avant la déchéance de l'organe primitif, et à y amener gra-

duellement la formation simultanée des organes primitifs et des organes de remplacement, de sorte que les deux systèmes se superposent et peuvent devenir également permanents.

5° A supprimer les organes primitifs pour faire apparaître d'emblée ceux qui devaient d'abord les remplacer.

Nous signalerons successivement quelques cas de chacun de ces divers modes d'action qui peuvent s'observer isolément ou simultanément chez un même type ou chez les différents animaux d'un même groupe. Les trois derniers modes coexistent dans le développement des néphridies des Vers annelés et du rein des Vertébrés (Voy. p. 241).

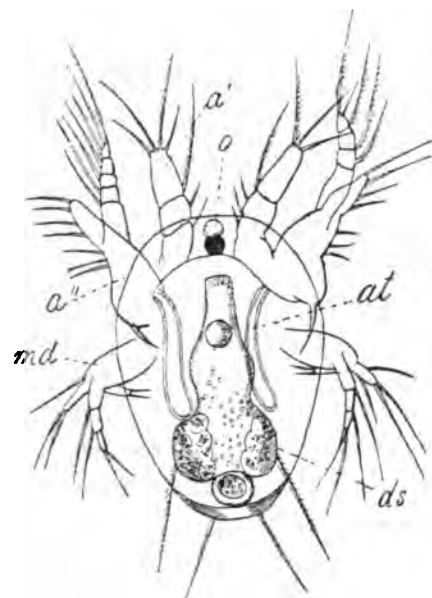


Fig. 52. — Nauplius de *Cyclops*. — *a'*, antennule; *a''*, antenne; *md*, mandibule; *o*, œil nauplien; *at*, glande antennaire; *ds*, diverticules de l'intestin avec cellules excrétrices (d'après Claus).

Organes apparaissant par tachygénèse, avec leur forme et à leur place définitive. — Que des organes, dont la forme n'a été réalisée phylogénétiquement qu'à la suite d'une longue élaboration, apparaissent d'emblée avec cette forme, sans qu'aucune action apparente l'ait déterminée au cours de l'ontogénie, le fait rentre, pour ainsi dire, dans la définition de l'hérédité, et paraît absolument banal.

L'action de la tachygénèse se manifeste cependant clairement dans ce phénomène; c'est ainsi que chez tous les Entomostracés (fig. 52) et quelques Malacostracés (*Euphausia*, *Penæus*, fig. 53) les antennes et les mandibules revêtent tout d'abord l'aspect de pattes, tandis que chez la plu-

part des autres Arthropodes cératophores, elles ne passent pas par ce stade primitif, et l'on trouve tout naturel qu'il en soit ainsi. On ne s'étonne pas davantage que les pattes des Vertébrés marcheurs ne traversent pas la forme de nageoires, les ailes des Oiseaux, celle de pattes ambulatoires, que les pattes digitigrades des Oiseaux et de nombreux Mammifères ne présentent pas, au début, la disposition des pattes plantigrades d'où elles proviennent, ni que la couronne des dents des Mammifères carnassiers ou herbivores revête de suite la forme tranchante ou plane qu'elles n'ont acquise phylogénétiquement que par le mode d'usure de dents primitivement larges et à couronne tuberculeuse. La tachygénèse est cependant intervenue là, comme dans le cas des appendices antérieurs des Entomostracés, mais il faudrait exposer presque toute la morphologie du squelette externe et du squelette interne pour relever tous les cas analogues à ceux que nous venons de citer; il serait d'ailleurs extrêmement intéressant de rechercher, tant au point de vue physiologique qu'au point de vue histologique, comment les étapes successives de ces tachygénies ont été parcourues.

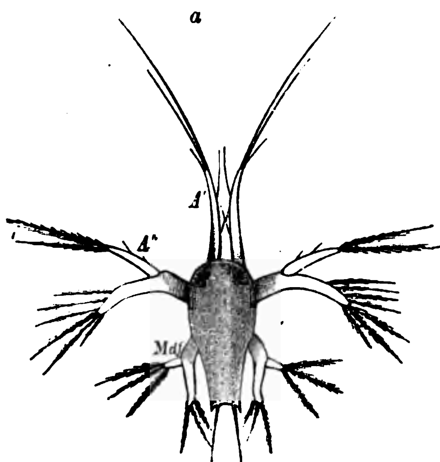


Fig. 53. — Stade *Nauplius* de *Penæus* vu par la face dorsale. — *A'* et *A"*, antennules et antennes; *Mdf*, mandibule (d'après Fr. Müller).

L'apparition dans leur situation définitive, d'organes qui se sont déplacés au cours de générations successives et qui se déplacent encore dans certaines espèces, au cours de l'ontogénie, est manifestement un cas du même genre que les précédents et nous n'y insisterions pas, si, faute d'avoir connu la tachygénèse, le mode d'apparition d'organes d'ailleurs mani-

festement homologues n'avait été invoqué contre leur homologie. C'est ce qui est arrivé pour les chélicères des Arachnides et les premières antennes des Arthropodes cératophores.

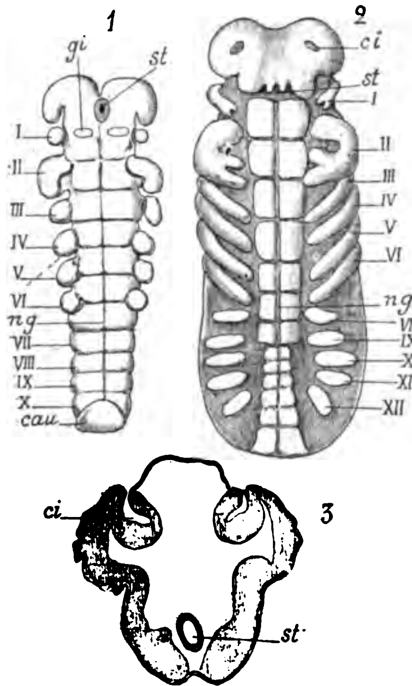


Fig. 54. — Embryon du Scorpion (*Euscorpius italicus*). — 1, embryon à dix segments vu par sa face ventrale : *st*, stomodœum ; *gi*. ganglion nerveux du segment des chélicères ; *ng*, gouttière neurale ; *cau*, segment caudal. — 2, embryon beaucoup plus avancé ; *ci*, invaginations cérébrales ; *st*, stomodœum ; *ng*, gouttière neurale ; VIII, première ébauche des peignes ; IX à XII, ébauches des appendices précurseurs des poumons. — 3, coupe plus grossie dans la région céphalique de cet embryon, pour montrer les invaginations cérébro-optiques *ci* (d'après Laurie).

La position des chélicères chez les Arachnides adultes, l'origine cérébrale des nerfs qui s'y rendent, conduisent à penser que ces appendices représentent les premières antennes des Cératophores (fig. 54) : c'est, à parler clairement, ce que l'on veut dire quand on prétend que ces organes sont homologues [E. Blanchard (1), Lendl (2)]. Rien ne peut prévaloir contre cette donnée de l'anatomie comparée (3). On a nié cependant que cette conclusion fût exacte en faisant remarquer que les chélicères naissent sur la face ventrale des embryons d'Arachnides (fig. 54), tandis que les antennes naissent souvent du côté dorsal [Balfour (4),

(1) E. Blanchard, *Organisation du Règne animal. Arachnides*. Paris, 1860.

(2) A. Lendl (*Ueber die morphologische Bedeutung der Gliedmassen bei den Spinnen*, Math. und naturwiss. Berichte aus Ungarn, Bd IV, 1886, p. 95-100) a parfaitement reconnu l'homologie des chélicères des Arachnides et des antennes des Cératophores.

(3) Perrier, *Les colonies animales et la formation des organismes*, p. 524.

(4) F. M. Balfour, *Treatise on comparative Embriology*, vol. I. London, 1880, 492 p.

Packard (1), etc.]. Mais il a été établi que, chez beaucoup d'embryons de Cératophores, les antennes naissent réellement sur la face ventrale (fig. 55, 56, 57) et émigrent ensuite du côté dorsal (2). S'il arrive, dans le même groupe, que les antennes naissent directement à leur place définitive, c'est manifestement sous l'action de la tachygénèse et il n'y a plus dès lors d'objection contre l'identification des chélicères

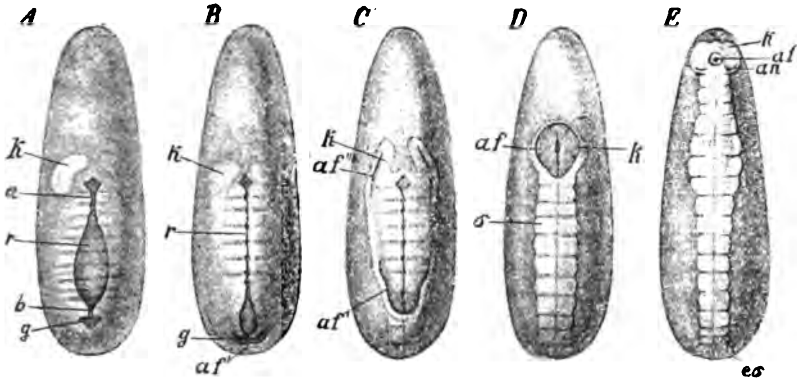


Fig. 55. — Cinq stades du développement de l'*Hydrophilus* vus par la face ventrale. — *a* et *b*, points où le blastopore se ferme; *af*, bord du pli de l'amnios; *af'*, pli postérieur de l'amnios; *af"*, pli antérieur de l'amnios; *an*, antenne; *es*, segment terminal; *g*, invagination en forme de fossette correspondant à la cavité amniotique; *k*, lobe céphalique; *r*, invagination en forme de rigole longitudinale médiane; *s*, partie de la bandelette germinative recouverte par l'amnios (d'après Heider).

des Arachnides et des antennes des autres Arthropodes.

Il serait facile de trouver dans une foule de mémoires d'embryogénie, de fausses objections analogues contre des interprétations exactes fournies par l'anatomie comparée. Faute, nous le répétons une fois de plus, d'avoir présente à l'esprit

(1) A. S. Packard, *Zoology for Students and general Readers*. New-York, H. Holtand C°, 1879, 719 p.

(2) A. Weismann a fait remarquer dès 1863 (*Die Entwickelung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an Chironomus sp., Musca vomitoria und Pulex canis*, Zeitsch. für wiss. Zool., Bd XIII, 1863) que les antennes naissent en arrière de la bouche, et qu'elles se déplacent ensuite pour se fixer définitivement en avant de cet orifice. Les observations de ce savant zoologiste ont été confirmées par celles de Gruber sur l'*Hydrophilus*, le *Stenobothrus*, l'*Hylotoma*, etc., de Nusbaum sur le *Meloë*, de Wheeler sur le *Doryphora*, de Carrière sur le *Chalicodoma*, de Heider sur l'*Hydrophilus*, etc.

la notion de la tachygénèse, on n'a pas compris que le fait pour un organe de naître à sa place définitive ne prouve rien quant à son origine première, et que les objections fournies par l'embryogénie sont ici sans valeur contre les données positives fournies par l'anatomie comparée et par l'application du principe des connexions. Nous aurons à faire, dans le para-

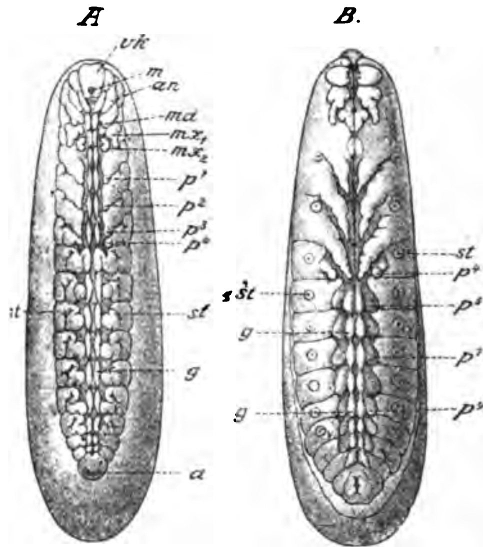


Fig. 56. — Embryons d'*Hydrophilus* avec les ébauches des appendices du corps. — *a*, anus; *an*, antenne; *g*, ébauche de la chaîne ganglionnaire ventrale; *m*, bouche; *md*, mandibule; mx_1 et mx_2, première et seconde mâchoires; p^1, p^2, p^3, pattes thoraciques; p^4, p^5, p^7, p^9, appendices rudimentaires des premier, second, quatrième et sixième segments de l'abdomen; *st*, stigmates; *vk*, partie antérieure de la tête (d'après Heider).

graphe suivant, des remarques absolument du même ordre.

Soudure tachygénétique d'organes verticillés, symétriques ou métamériques. — I. ***Organes verticillés.*** — Des appendices ou des organes verticillés, symétriques ou métamériques, de même nature, peuvent être amenés, par suite du développement qu'ils prennent, à se rencontrer et à se souder sur une partie de leur étendue. Il arrive alors très fréquemment qu'*au cours du développement embryogénique, la partie commune résultant de la soudure se forme la première et que les parties demeurées indépendantes*

poussent sur elle. On est alors porté à penser que la partie ontogénétiquement formée la première était aussi la première généalogiquement, et l'on commet la même erreur que lorsque l'on considère la métaméridation comme résultant du recoupement d'un corps primitivement continu.

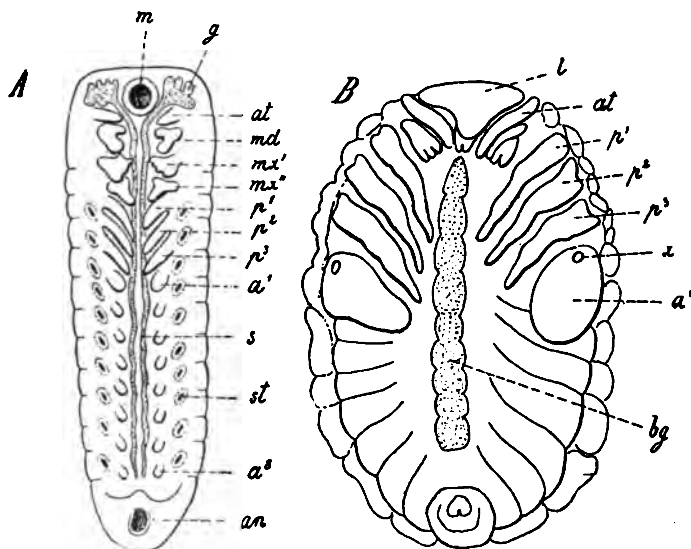


Fig. 57. — Deux stades du développement du *Melolontha*. — *A*. Stade le plus jeune avec huit paires d'appendices abdominaux (a^1—a^8). — *B*. Stade plus avancé, avec bandelette germinative très élargie. — a^1, appendices du premier segment abdominal (en *B*, élargis en forme de sacs); a^8, appendices du huitième segment abdominal; *an*, anus; *at*, antenne; *bg*, chaîne nerveuse ventrale; *g*, cerveau; *l*, lèvre supérieure; *m*, bouche; *md*, mandibule; *mx'*, *mx"*, première et seconde mâchoires; p^1, p^2, p^3, première, seconde et troisième paires de pattes thoraciques; *s*, cordons latéraux de l'ébauche de la chaîne ventrale; *st*, stigmates; *x*, point d'attache de l'appendice sacciforme du premier segment abdominal (d'après Graber).

Seulement, l'erreur est, en général, plus facile à redresser, parce que l'état primitif se trouve d'ordinaire caractérisé d'une façon indiscutable par le mode de formation des organes considérés dans les types inférieurs; tout renversement des données devient ainsi impossible. Le fait s'observe aussi bien dans le Règne végétal que dans le Règne animal. Dans son traité d'organogénie de la fleur, Payer (1) a cité des exemples nombreux

(1) J.-B. Payer, *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. Paris, 1857, 2 vol., texte et atlas.

de calices gamosépales (*Erythrochiton brasiliense*, pl. XXII, fig. 18; *Frankenia pulverulenta*, pl. XXXIII, etc.), de corolles gamopétales (*Nicotiana rustica*, pl. CXXXII, fig. 11; *Erica cylindrica*, pl. CXVIII, fig. 14, etc.), de pistils gamocarpelles (*Sparmannia africana*, pl. V, fig. 10, 13, 15, *Lilium perenne*, pl. XIII, fig. 11, 12, 13, *Melianthus major*, pl. XVIII, fig. 10, 11, 12, etc.), apparaissant sous forme d'une couronne sur laquelle ne se dessinent que tardivement les indentations terminales. On aurait pu en conclure que les tuniques florales étaient primitivement continues et que les sépales, les pétales, les carpelles mêmes, ne sont que le résultat de fissures pratiquées dans ces tuniques le long d'un certain nombre de méridiens. Toute la généalogie de la fleur, toute sa morphologie protestent heureusement contre cette interprétation, remettent les choses au point, précisent par conséquent le mode d'action de la tachygénèse et rendent plus évidentes les erreurs identiques commises en d'autres cas, notamment dans le cas particulièrement important du prétendu recoupement qui aurait produit la métaméridation. L'un de nous a expliqué ailleurs les raisons morphologiques (1) toutes pareilles à celles qui ont conduit à la morphologie de la fleur, pour lesquelles les Méduses doivent être considérées comme résultant de la soudure par leur base de quatre dactylomérides disposés en verticille autour d'un gastroméride (2), la

(1) E. Perrier, *Les colonies animales et la formation des organismes*, p. 271, G. Masson, 1881, et *Traité de zoologie*, p. 588 et 629, G. Masson. Paris, 1893.

(2) Cette conception éveille immédiatement le souvenir de faits très intéressants étudiés par G. Brook (*) chez les Antipathaires et qui confirment d'une manière remarquable la théorie des Coralliaires exposée en 1881 dans les *Colonies animales*. Le zoïde, chez ces animaux, possède six cloisons primaires dont deux perpendiculaires au plan de symétrie défini par l'orifice buccal allongé, et qui seules contiennent les éléments génitaux; les six tentacules sont typiquement disposés en cercle autour de la fente buccale. Mais, chez certains genres que Brook a réunis dans la tribu des SCHIZOPATHINÆ, le zoïde se disloque en trois parties pourvues chacune de deux tentacules, la médiane est la région nourricière, c'est le gastroméride; les deux latérales, où se confinent les cellules reproductrices sont les gamomérides. Le gastroméride peut être séparé par un espace considérable de chacun des

(*) G. Brook, *Report on the Antipatharia collected by H. M. S. Challenger*, vol. XXXII, 1889, p. 1-222, 15 pl., fig. dans le texte.

partie soudée constituant l'ombrelle de la Méduse (1). Il s'agit ici d'un cas exactement analogue à celui des fleurs gamopétales. On a essayé de tirer contre les conclusions de la morphologie une objection du fait que l'ombrelle se forme — d'ailleurs par un procédé éminemment tachygénétique — avant les dactylomérides qu'elle supporte et que l'on considère comme les tentacules marginaux de la Méduse. La notion de la tachygénèse enlève toute importance à cette objection. Ceci est capital; nous avons montré précédemment, en effet, qu'en partant du mode phylogénétique de formation que nous avons assigné aux Méduses et en faisant intervenir la tachygénèse il était facile de comprendre : 1° comment elles s'étaient constituées sur un hydrodème; 2° comment certaines d'entre elles étaient arrivées à se développer directement; 3° comment les Acalèphes, après avoir perdu leur manubrium simple, étaient amenées à se reconstituer un manubrium tétramérique (2). Ceci fait, rien d'obscur ne demeure plus dans les relations des Méduses Craspédotes avec les Hydraires, dans celle des TRACHYLINA avec les Craspédotes, dans celles des Acalèphes avec les TRACHYLINA, et il devient impossible de soutenir, comme on l'a fait à diverses reprises, que les Méduses sont des organismes primitifs qui ont, par dégénérescence, donné nais-

deux gamomérides correspondants, comme dans le genre *Bathypathes*, par exemple, mais on peut observer tous les intermédiaires entre ce cas extrême et celui où les tentacules forment une rosette circulaire autour du gastroméride central, de sorte qu'on peut assister dans cet ordre des Antipathaires à la synthèse du zoïde tel qu'il est réalisé chez le genre *Cirripathes*, par exemple. Le genre *Parantipathes* établit d'ailleurs la transition entre la tribu des SCHIZOPATHINÆ et celle des ANTIPATHINÆ.

(1) T. H. Huxley avait nettement vu, dès 1859, l'homologie frappante entre la portion distale d'un hydroméride normal et le manubrium de la Méduse (*The oceanic Hydrozoa, a Description of the Calycophoridæ and Physophoridæ observed during the Voyage of H. M. S. « Rattlesnake » in the years* 1846-50. London, 1859, 143 p., 12 pl. et fig. dans le texte). Voy. aussi à ce sujet : G. J. Allmann, *A monograph of the Gymnoblastic or tubularian Hydroids* (in two parts), 1881, 450 p., 23 pl.; *Report on the Hydroida* (*The Voyage of H. M. S. «Challenger»*), in two parts, 1883-88, 55 p., 20 pl.; 90 p., 39 pl. — E. Hæckel, *Das System der Medusen* Denksch. der med.-naturw. Gesellsch. Jena, 1879, XXVI, 672 p., atlas, 40 pl.

(2) E. Perrier, *Traité de zoologie*, p. 640.

sance aux Polypes hydraires (1), ou ont produit par bourgeonnement les Siphonophores (2). Les seuls arguments que l'on pouvait faire valoir en faveur de cette dernière théorie étaient tirés, en effet, de l'existence de Méduses à développement direct, et de l'unité morphologique que leur mode de développement semble impliquer chez les Méduses, unité qui, en l'absence de la notion de la tachygénèse, conclut à les comparer chacune à un polype hydraire et à faire écarter l'idée qu'elles puissent résulter de l'association de cinq hydromérides devenus solidaires.

Comparer une Méduse à un Hydroméride, c'est commettre une erreur analogue à celle que commettrait un botaniste qui comparerait une fleur gamopétale à une feuille, sous prétexte que sa corolle naît d'une seule pièce, et qui soutiendrait en outre qu'une feuille n'est qu'une fleur dégénérée. En fait, la Méduse, en l'absence de la notion de la

(1) W. K. Brooks (*The Life History of the Hydromedusæ : A discussion of the origin of the Medusæ, and of the Significance of Metagenesis*, Mem. Boston Soc. N. H., vol. III, 1886, p. 359-430, pl. XXXVII-XLIV) s'est fait le champion convaincu de cette théorie. Pour lui, l'ancêtre des Hydroméduses serait une simple Hydre ou une *Actinula* nageante, se multipliant par bourgeonnement et qui se serait transformée peu à peu en une Méduse non affectée de génération alternante. Plus tard, cette forme larvaire se serait fixée, soit comme parasite sur d'autres Méduses, soit comme semi-parasite sur des Algues flottantes, tout en continuant à se multiplier par bourgeons exclusivement médusogènes. Plus tard encore, la larve fixée aurait donné naissance à deux sortes de bourgeons, les uns médusogènes, les autres, polypigènes. C'est en somme, l'application aux Polypes hydraires de la théorie que le même auteur a étendue plus tard aux Tuniciers, et d'après laquelle les formes ancestrales seraient pélagiques

Pour W. K. Brooks, les phénomènes dits de génération alternante seraient donc secondaires chez les Méduses; Claus et Böhm avaient déjà exprimé la même opinion.

Carl Vogt (*Sur un nouveau genre de Médusaire sessile, Lipkea ruspoliana* C. V., Mém. de l'Inst. nat. génevois, 1887, t. XVII, 53 p., pl. X-XI) admet également que les formes nageantes libres sont les plus anciennes. La régression, déjà indiquée chez les Lucernaires, serait surtout marquée chez les Hydroméduses. Mais il manque à toutes ces théories l'explication de la Méduse primitive qui ressort si simplement des rapports que nous avons indiqués entre les Méduses et les hydrozoïdes des Polypoméduses, et de plus rien, ni dans la morphologie, ni dans l'embryogénie ne leur fournit d'argument décisif. Tout s'enchaîne au contraire sans lacune en suivant les faits dans l'ordre où nous les avons exposés et aucune explication ne fait défaut.

(2) Voy. p. 167 la bibliographie relative à cette question.

tachygénèse, étant difficile à expliquer pour les embryogénistes, parce qu'ils considèrent implicitement l'embryogénie comme toujours patrogénique, ils se tirent d'affaire en se donnant la Méduse comme organisme primitif et cherchant à en déduire par dégénérescence la longue série des Polypes hydraires. Il est toujours facile, en effet, de faire dériver un organisme simple d'un organisme complexe; mais cela n'est permis qu'à la condition qu'on ait, au préalable, expliqué physiologiquement l'organisme complexe; c'est ce dont ne se sont pas embarrassés les auteurs de la théorie médusaire des Polypes hydraires, ni ceux qui ne voient dans la Méduse qu'un Polype hydraire modifié, théorie dont nous avons montré à plusieurs reprises l'insuffisance.

II. ***Organes symétriques.*** — La question de la nature du labre des Insectes, résolue par les comparaisons morphologiques, a été, comme les précédentes, obscurcie de nouveau par les embryogénistes, toujours parce qu'ils ont supposé aux données qu'ils recueillent une puissance de démonstration qui serait réelle si l'embryogénie était toujours patrogénique, mais qui l'est seulement dans ce cas et qui est complètement annulée par la tachygénèse, de telle sorte qu'en cas de conflit entre les données fournies par l'anatomie comparée et celles que procure l'embryogénie, c'est toujours celles-ci qui doivent être considérées comme sans importance. Or, tous les morphologistes qui ont cherché à déterminer par les méthodes de l'anatomie comparée la nature du labre des Insectes (1) sont arrivés à cette conclusion que le labre, comme la lèvre

(1) J. Chatin, *Morphologie comparée des pièces maxillaires, mandibulaires et labiales chez les Insectes broyeurs*, 1 vol., 218 p., 8 pl., 1884. — *Recherches morphologiques sur les pièces mandibulaires, maxillaires et labiales des Hyménoptères*, 1 vol., 41 p., 2 pl., 1887. — *Sur la dualité du labre des Insectes* (Bull. de la Soc. philom., 1888, t. XII, p. 49-51). — *La mâchoire des Insectes*, 1897, 202 p., 40 fig. Les recherches de J. Chatin chez les Insectes les plus divers, tant chez les Broyeurs, que chez les Lécheurs et chez les Suceurs, ont démontré la dualité primordiale du labre, malgré son apparente unité. E. Blanchard avait insisté sur la constitution du labre qu'il considérait comme le résultat de la soudure de deux pièces symétriques; la suture médiane, indice de la dualité originelle, est encore discernable, même chez les Insectes dont le labre est très réduit.

inférieure, résultait de la soudure de deux appendices primitivement indépendants et symétriques, représentant sans doute l'une des deux paires d'antennes des Crustacés, progéniteurs incontestés des Insectes, chez qui elles semblent faire défaut. L'embryogénie nous montre, au contraire, le labre naissant comme une pièce impaire ; c'est ce que la tachygénèse devait théoriquement amener, et cela ne signifie rien, par conséquent, quant à l'origine phylogénétique du labre. La même observation s'applique à une foule d'organes impairs issus de la soudure d'organes primitivement pairs.

III. ***Organes métamériques.*** — a. *Nageoire des Sélaciens.* — La faible importance du mode d'apparition des organes, quand leur développement est affecté de tachygénèse, apparaît plus clairement encore dans la façon dont se développent les nageoires chez les Sélaciens. On sait que les rayons cartilagineux des nageoires paires de ces animaux étaient primitivement strictement métamériques (1), qu'ils apparaissent encore ainsi dans tous les cas qui ont été étudiés, et que les doigts des Reptiles (2), des Oiseaux et des Mammifères (3), ne

(1) A. Dohrn, *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers : VI, Die paarigen und unpaarigen Flossen der Selachier* (Mitth. der Zool. Stat. zu Neapel, vol. V, 1884, p. 102-195).

(2) J. F. van Bemmelen, *Over den oorsprong van de voorste ledematen en de tongspieren bij Reptilien* (Konink. Akad. van Wetensch. te Amsterdam, Afdeel Natuurk., 1888, p. 202-205).

(3) R. Wiedersheim, *Das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere* (Mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena, 1892, 266 p., 40 fig., 17 pl.).

C. Rabl [*Théorie des Mesodermes* (Fortsetzung), Morph. Jahrb., Bd XIX, 1892, p. 65-144, 4 fig., pl. IV-VII] considère comme sans fondement la théorie de A. Dohrn, d'après laquelle les nageoires impaires des Sélaciens auraient été constituées à l'origine par des rangées d'appendices segmentaires. Les résultats de ses recherches semblent parler en faveur de la théorie de J. K. Thacher (*Median and paired fins, a contribution to the history of Vertebrate limbs*, Trans. Connect. Akad., vol. III, 1878, p. 281-310. — *Ventral fins of Ganoids*, id., vol. IV, p. 233-242) et de S. G. Mivart (*Notes on the fins of Elasmobranchs, with consideration on the nature and homologues of Vertebrate limbs*, Trans. of the Zool. Soc. London, vol. X, 1879, p. 439-484), d'après laquelle les nageoires impaires proviennent de l'évolution d'un pli médian continu, les nageoires paires étant d'ailleurs homologues.

S. Mollier (*Zur Entwickelung der Selachierextremitäten*, Anatom. Anzeiger, 7. Jahrg., 1892, p. 351-365), est arrivé à des résultats qui concordent avec ceux de C. Rabl.

sont eux-mêmes que les parties demeurées indépendantes de cinq organes métamériques, soudés à leur base, mais qui présentent dès le début une disposition métamérique, comme des rayons de Sélaciens. On ne saurait douter que les rayons sont homologues chez tous les Sélaciens; on ne saurait nier non plus leur nature métamérique ; cependant, chez les *Scyllium*, toute la partie cartilagineuse de la nageoire apparaît sous la forme d'une seule plaque qui se recoupe ensuite par des fissures longitudinales. Ces fissures ne se formant pas chez les *Scymnus*, toute la partie basilaire de la nageoire demeure représentée par une seule plaque, au lieu de se diviser comme d'habitude en *pro-*, *méso-* et *métapterygium*. L'état temporaire déterminé par la tachygénèse chez les *Scyllium* est ici devenu permanent et la tachygénèse apparaît, une fois de plus, comme une cause de transformation des organismes, inhérente au mode même de fonctionnement de l'hérédité.

b. *Fentes branchiales de l'Amphioxus.* — La tachygénèse est prise, en quelque sorte, sur le fait dans le mode de développement des fentes branchiales primaires et secondaires des larves d'*Amphioxus* (fig. 58, 59 et 60). Arrivées à une certaine période de leur développement, ces larves, jusque-là symétriques, prennent une asymétrie de plus en plus marquée : leur bouche est située sur le côté gauche du corps, ainsi que la fossette olfactive et l'anus. La région du corps postérieure à la bouche est au

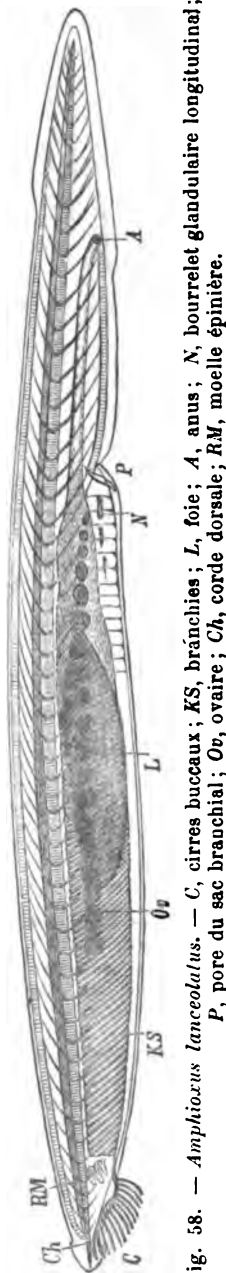


Fig. 58. — *Amphioxus lanceolatus.* — *C*, cirres buccaux ; *KS*, branchies ; *L*, foie ; *A*, anus ; *N*, bourrelet glandulaire longitudinal ; *P*, pore du sac branchial ; *Ov*, ovaire ; *Ch*, corde dorsale ; *RM*, moelle épinière.

contraire comme tordue, de manière à ramener du côté droit les deux séries de fentes branchiales dont la supérieure restera à droite, tandis que l'inférieure est destinée à passer à gauche, lorsque la larve réparera son asymétrie pour arriver à la symétrie presque parfaite de l'animal adulte. On s'explique facilement cette torsion de la larve si l'on admet qu'elle représente un état ancestral durant lequel le futur *Amphioxus* ayant sa bouche du côté gauche, vivait couché sur le côté. Dès lors, les fentes branchiales gauches se trouvaient masquées et la puissance respiratoire réduite de près de moitié; afin d'atténuer les conséquences de cette réduction, l'animal devait nécessairement tordre sa région branchiale pour ramener le plus possible à droite ses fentes branchiales gauches et les démasquer, comme les Poissons pleuronectes tordent leur tête pour ramener sur le côté libre de leur corps l'œil situé sur le côté appliqué sur le sol (1). Plus

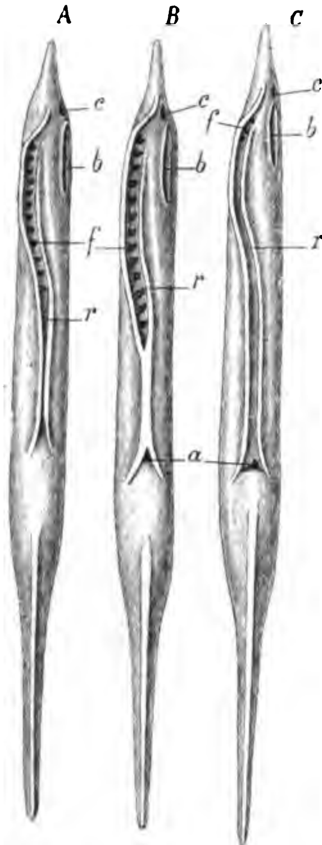


Fig. 59. — Trois stades successifs de la formation des fentes branchiales primitives et de la cavité péribranchiale chez les larves d'*Amphioxus*. — C est la plus jeune larve; B, la plus âgée. — *c*, fossette prébuccale; *b*, bouche; *r*, épipleures; *f*, fentes branchiales; *a*, anus (d'après Willey).

(1) Chez les poissons plats, le déplacement de l'œil migrateur peut se faire de deux façons : 1° il peut traverser directement la tête, comme J. J. S. Steenstrup l'a décrit le premier chez les *Plagusia*; 2° il peut rester superficiel et contourner la tête. De ces deux processus, qu'Alexandre Agassiz (*) fit connaître avec précision en 1878, le premier

(*) Alexander Agassiz, *On the young stages of osseous fishes*. II, *Development of the flounders* (Proceed. of the american Academy of arts and sciences, vol. XIV, 1878, p. 1-25, 8 pl.).

tard l'*Amphioxus*, s'enfonçant dans le sable, reconstitue sa symétrie bilatérale primitive. Maïs *l'hérédité reproduit transitoirement, bien qu'elle soit devenue inutile, l'attitude qui, pendant une certaine période de temps, était devenue habituelle chez l'ancêtre de l'Amphioxus parce qu'elle lui*

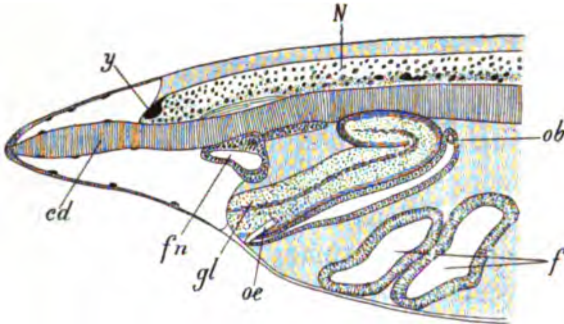


Fig. 60. — Extrémité antérieure d'un jeune *Amphioxus*. — *N*, moelle épinière; *y*, tache pigmentaire; *cd*, corde; *fn*, fossette préorale; *gl*, endostyle; *ob*, orifice interne; *oe*, orifice externe de la glande claviforme; *f*, fentes branchiales situées à droite et vues par transparence (d'après Willey).

était avantageuse (1). Quoi qu'il en soit, dans cette torsion, la série des fentes branchiales droites est refoulée vers la

s'effectue le plus rapidement. Entre les deux, il existe des intermédiaires qui ont été signalés notamment par Schiödte, E. Ehrenbaum et T. Ishikawa. Le mécanisme intime de la migration de l'un des yeux à travers la tête a été récemment étudié d'une manière approfondie par S. R. Williams (*). Ce naturaliste a montré qu'on observe tout d'abord une rapide résorption du cartilage supraorbitaire provoquée, sans doute, par la pression exercée par l'œil qui abandonne sa position originelle; celui-ci pénétrant dans le vide ainsi créé se trouve transporté sur la face opposée à celle qu'il occupait au début, grâce à l'inégalité de croissance des cartilages faciaux des deux côtés; dans ce processus tachygénétique, l'œil décrit un arc d'environ 120°, dont les trois quarts, chez le *Pseudopleuronectes americanus* sont parcourus en trois jours.

(1) E. Perrier, *La fixation héréditaire des attitudes avantageuses*, Verhandl. V. Internat. Zool. Congrès, p. 336-338. — Cette *conservation par l'hérédité des attitudes avantageuses* prises à un certain moment par les ancêtres d'un animal a joué dans l'évolution des organismes ou dans la détermination des phénomènes de leur ontogénie un rôle plus important qu'on ne l'imagine et que nous espérons mettre en relief dans un prochain mémoire. Elle est d'ailleurs une conséquence directe du principe de Lamarck.

(*) S. R. Williams, *Changes accompanying the migration of the eye and observations on the tractus opticus and tectum opticum in Pseudopleuronectes americanus* (Bull. of the Museum of comparative Zoölogy, vol. XL, 1902, p. 1-57, 5 pl.).

ligne médiane dorsale par la série de fentes branchiales gauches et, en raison de l'apparition précoce des replis épipleuraux, elle est gênée dans sa formation par la présence du repli épipleural droit; la formation des fentes branchiales qu'elle comprend est par suite retardée, mais ce retard est compensé par la tachygénèse (1). Tandis que les futures fentes branchiales gauches se forment successivement à peu près sur la ligne médiane du corps, émigrent du côté droit, et possèdent chacune une ébauche distincte, les futures fentes branchiales droites se forment d'emblée à la place qui leur est assignée par la torsion de l'animal; elles se constituent aux dépens d'une ébauche continue qui se fragmente d'un coup en autant de parties qu'il y a de fentes branchiales gauches formées. Ainsi, deux sortes d'organes primitivement symétriques, destinés à le redevenir, dont l'homologie absolue ne saurait être contestée, se forment ici d'une façon fort différente : ceux de gauche, d'après les idées le plus répandues, présenteraient une vraie métaméridation, ceux de droite une métaméridation secondaire seulement. Cela est évidemment inadmissible et montre bien à quel degré est illusoire, ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer, cette prétendue distinction des deux métaméridations. Le mode de formation des fentes branchiales droites n'est manifestement qu'une transformation tachygénétique du mode de formation patrogénique des fentes branchiales gauches. Il s'ensuit que la *tachygénèse peut transformer une série d'ébauches distinctes en une ébauche continue qui se segmente ultérieurement*, et que la continuité d'une ébauche n'est nullement une preuve que

(1) E. Ray-Lankester et A. Willey, *The Development of the atrial Chamber of Amphioxus* (Quart. Journ. of microsc. Soc., vol. XXXI, 1890, p. 445-466, 4 pl.). — E. W. Mac Bride, *The early development of Amphioxus* (Quart. Journ. of microsc. Sc., n. s., vol. LX, 1898, p. 589-613, pl. XLIII-XLV). — Id., *Further Remarks on the Development of Amphioxus* (Id., n. s., vol. LXIII, 1900, p. 351-366, pl. XVII). — R. Legros, *Développement de la cavité buccale de l'Amphioxus lanceolatus. Contribution à l'étude de la morphologie de la tête* (Arch. d'anat. microsc., vol. I, 1898, p. 508-542, pl. XXI-XXIII; vol. II, p. 1-44, pl. I-II).

les organes métamérídés qu'elle fournit ne présentaient pas une métaméridation primitive.

c. *Organes génitaux des Insectes primitifs.* — Le mode tachygénétique de formation que nous venons de constater dans les fentes branchiales droites de l'*Amphioxus* permet d'expliquer un certain nombre de dispositions qui se trouvent réalisées, notamment chez les Insectes,

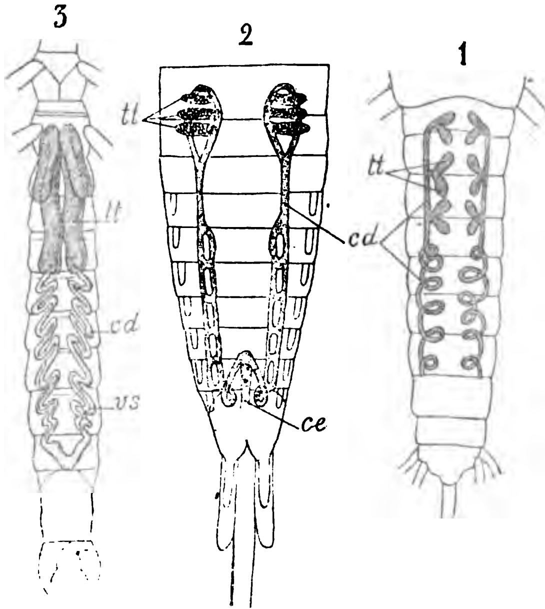


Fig. 61. — Appareil génital mâle des Thysanoures. — 1. Appareil génital mâle de *Lepisma* avec les testicules nettement métaméridés. — 2. Appareil génital mâle de *Machilis*; les testicules sont encore latéraux et séparés, mais ne correspondent plus aux segments. — 3. Appareil génital mâle de *Japyx*; il n'y a plus qu'un tube testiculaire indivis de chaque côté : *tt*, testicules ; *cd*, canal déférent; *vs*, vésicule séminale ; *ce*, canal éjaculateur (d'après Grassi).

et qui méritent de nous arrêter un instant. Nous avons vu des organes primitivement métaméridés et indépendants naître d'une ébauche longitudinale commune. Ici, cette ébauche s'est ensuite divisée ; imaginons qu'elle ne le fasse pas, les organes auxquels elle donnera naissance seront unis par un connectif longitudinal, ou cesseront d'être distincts et garderont l'aspect d'une bandelette longitudinale.

Les deux cas se rencontrent dans les glandes génitales des Insectes. Chez les Insectes primitifs (fig. 61, 62, 63), les Thysanoures (1), les Pédiculides, les Phasmides, les glandes génitales femelles présentent une disposition nettement métaméridée, mais sont unis par un connectif longitudinal qui leur

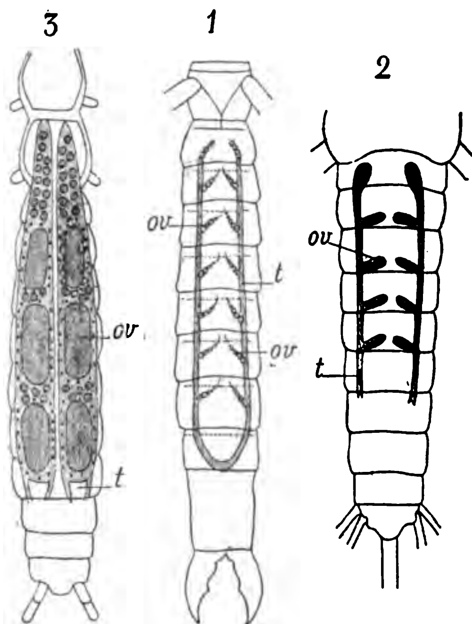


Fig. 62. — Appareil génital femelle des Thysanoures. — 1. Appareil génital femelle d'un jeune *Japyx*. — 2. Appareil génital femelle d'un jeune *Lepisma*. — 3. Appareil génital femelle de *Campodea*. Dans les deux premières formes, les ovaires sont nettement métaméridés; ils sont remplacés par un tube ovarien unique dans la troisième; *ov*, ovaires; *t*, oviductes (d'après Grassi).

sert de canal excréteur. Chez les formes supérieures, ce canal se raccourcit et prend la forme d'une sorte de bassinet sur lequel sont implantées des glandes génitales ou *gaines* ovigères dont le nombre s'est considérablement accru. Il y a encore des testicules métaméridés chez les *Lepisma* et les

(1) B. Grassi, *I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. Memoria VII. Anatomia comparata dei Tisanuri e considerazioni generali sull'organizzazione degli Insetti* (Atti Accad. Lincei Mem., vol. IV, 1888, p. 543-606, 5 pl.). — N. B. Nassonow *Morphologie des Insectes les plus inférieurs, Lepisma, Campodea et Lipura* (en russe) (Mém. de la Soc. impér. d'Anthropologie et d'Ethnographie de Moscou, t. LII, 1887, p. 15-85, 68 fig., 2 pl.).

Machilis; ils sont remplacés par un tube indivis chez les *Japyx* et divers autres Insectes ; ce tube peut à son tour être remplacé par une glande plus ou moins lobée. Le système trachéen et le système nerveux prêtent à des observations analogues ; dans tous ces cas, la tachygénèse tend à détruire la correspondance métamérique primitivement rigoureuse des parties.

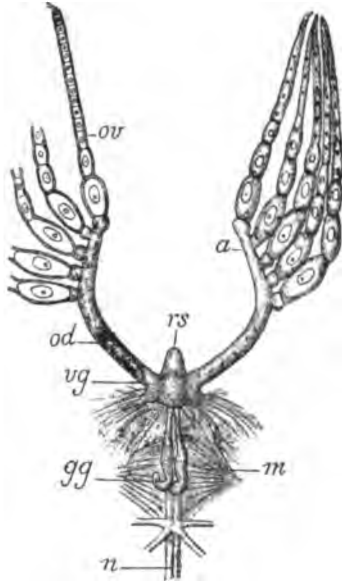


Fig. 63. — Appareil génital femelle de *Lepisma saccharina* adulte. — *ov*, ovaires; *a*, partie de l'oviducte correspondant au calice des autres insectes ; *od*, oviducte ; *vg*, vagin ; *rs*, poche copulatrice; *gg*, glandes annexes ; *m*, muscles ; *n*, chaîne nerveuse (d'après Nassonow).

La tachygénèse dans le développement du système néphridien des Vertébrés et des Vers annelés. — I. L'histoire du développement du système néphridien des Vertébrés présente des faits plus intéressants encore et plus significatifs. On sait que chez l'*Amphioxus*, les conduits néphridiens se répètent métamériquement dans toute la région branchiale de l'animal (fig. 64 et 65) et sont complètement indépendants les uns des autres (1). C'est là l'état primitif; l'infériorité de l'*Amphioxus* ne permet pas d'en douter. Les canalicules néphridiens se développent encore ainsi chez le *Bdellostoma Stouti*, chez la *Myxine* (Maas) (2) et le *Petromy-*

(1) Th. Boveri, *Die Nierencanälchen des Amphioxus. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere* (Zool. Jahrb. Abt. für Morphol., vol. V, 1892, p. 429-510, pl. XXXI-XXXIV, 5 fig.).

(2) G. C. Price, *Development of the Excretory Organs of a Myxinoid, Bdellostoma Stouti Lockington* (Zool. Jahrb. Abt. Morphol., Bd X, 1897, p. 205-226, pl. XVI-XVII). — W. Felix, *Die Pricesche Arbeit « Development of the Excretory Organs of a Myxinoid, Bdellostoma Stouti Lockington » und ihre Bedeutung für die Lehre von der Entwickelung des Harnsystems* (Anat. Anzeiger, Bd XIII, 1897, p. 570-599, 11 fig.). — O. Mass, *Uber Entwicklungstadien*

zon (Hatta) (1). Mais il n'en est plus de même chez les Sélaciens et chez les Batraciens apodes. Un petit nombre de tu-

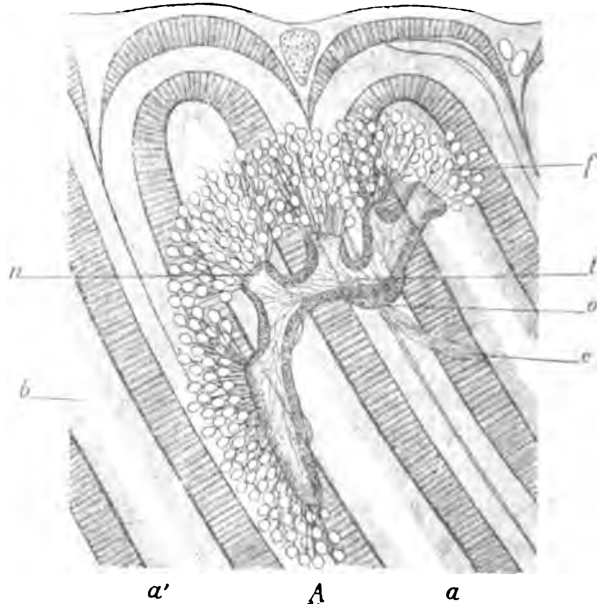


Fig. 64. — Un tube néphridien gauche de l'*Amphioxus*. — *n*, orifices cœlomiques de la néphridie; *b*, fente branchiale; *A*, cloison; *a*, *a'*, languettes pharyngiennes; *c*, cils de l'orifice atrial de la néphridie; *o*, un orifice; *t*, tube néphridien; *f*, cellules à filament (d'après Boveri).

bules néphridiens transversaux se développent d'abord d'une manière indépendante (2). Ces tubules se soudent par leur

der Vorniere und Urniere bei Myxine (Zool. Jahrb. Abth. Morph., Bd X, 1897, p. 473-510, pl. XXXVIII-LXI).

L'appareil excréteur et surtout les limites respectives du pronéphros et du mésonéphros ont été chez les *Myxine glutinosa* l'objet de recherches et de discussions de la part de Semon et de Spengel.

R. Semon : 1. *Das Excretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbelthiere* (Festschr. Gegenbaur, Leipzig, Bd III, 1897, p. 167-192, 2 pl.). — 2. *Das Excretionssystem der Myxinoiden* (Anatom. Anzeiger, Bd XIII, 1897, p. 127-137). — 3. *Vorniere und Urniere* (Id., p. 260-264).

J. W. Spengel : 1. *Die Excretionsorgane von Myxine* (Anat. Anzeiger, Bd XIII, 1897, p. 49-60, 4 fig.). — 2. *Semon's Schilderung des Mesonephros von Myxine* (Id., p. 211-216).

(1) S. Hatta, *Preliminary Note on the Development of the Pronephros in Petromyzon* (Annot. zoolog. Japon, Tokyo, vol. I, 1897, p. 137-140).

(2) Semon, *Studien über den Bauplan des urogenitalsystems der Wirbel-*

extrémité opposée à l'entonnoir en un tube longitudinal, qui s'allonge vers la partie supérieure du corps. En même temps, se forment d'une manière indépendante de nouveaux tubules qui viennent successivement s'ouvrir dans son intérieur. Il est clair, d'après ces faits que le tube collecteur longitudinal est un organe secondaire et que la façon dont l'utilisent les nouveaux tubules est un mode tachygénétique. Contre ce fait acquis, rien ne saurait prévaloir; il n'en est pas moins vrai que, désormais, le tube collecteur va paraître l'organe fondamental dont la formation préalable semble nécessaire à celle des tubes néphridiens proprement dits qui doivent l'utiliser par la suite; si, faute de prêter attention à la tachygénèse, on se laisse prendre à ce piège, toutes les interprétations du mode de formation des organes néphridiens

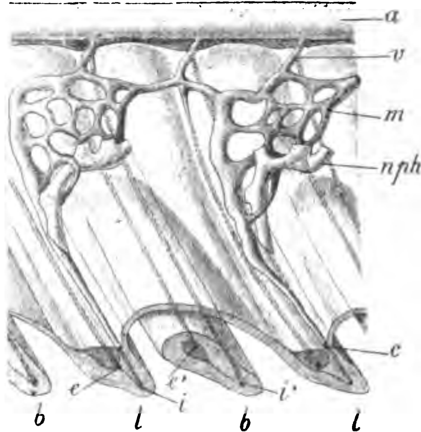


Fig. 65. — Deux glomérules néphridiens de l'*Amphioxus*. — *a*, aorte dorsale gauche; *v*, vaisseaux afférents du glomérule; *m*, glomérule; *nph*, néphridie; *c*, vaisseau squelettique d'une cloison; *e*, *e'*, vaisseaux externes; *i*, *i'*, vaisseaux internes des cloisons et des languettes (d'après Boveri).

thiere. Dargelegt an der Entwicklung dieses Organsystems bei Ichthyophis glutinosus (Iena, Zeitsch. für Naturw., Bd XXVI, 1891, p. 89-203, 14 pl.).

D'après A. Brauer (*Zur Kenntniss der Entwickelung der Excretionsorgane der Gymnophionen*, Zool. Anz., Bd XXIII, 1900, p. 353-358), qui a étudié le développement de l'organe excréteur chez l'*Hypogeophis*, et qui est arrivé à des résultats quelque peu différents de ceux de Semon, les canalicules des reins antérieurs (Vorniere) seraient des diverticules de la partie ventrale du mésoderme segmenté (Nephrotom). Les entonnoirs péritonéaux ne se montrent que plus tard, au point de jonction du « nephrotom » et de la cavité générale. Le mésonéphros (Urniere) se développe de la même façon. Le pro- et le mésonéphros sont les parties homodynames d'un même système. Quant aux reins accessoires (Nebenniere), ils n'ont rien à faire avec le pronéphros (Vorniere); ils se développent comme deux bourgeons pairs de la paroi du corps.

vont se trouver renversées et la morphologie de ces organes paraîtra contradictoire ou inintelligible. C'est ce qui n'a pas manqué d'arriver. Étant donné l'avance prise par l'ébauche de formation du canal collecteur, on comprend que celui-ci puisse se constituer alors qu'il n'existe encore qu'un seul tubule néphridien. Par suite de la simplicité de la disposition ainsi réalisée, il semblera, en suivant la pente dont nous signalions tout à l'heure le danger, qu'on se trouve en présence d'une disposition tout à fait primitive; on affirmera que le rein des Vertébrés était primitivement constitué par un tube longitudinal terminé en avant par un pavillon vibratile et s'ouvrant en arrière à l'extérieur; on en conclura que l'appareil rénal n'était pas primitivement métaméridé, que la métaméridation du rein chez les Sélaciens et les Batraciens apodes n'est qu'un phénomène secondaire, sans importance, que le Vertébré ne présente lui-même qu'une métaméridation secondaire, et on retombera finalement sur la théorie stérile de la métaméridation par recoupement. Le malheur est que le prétendu système néphridien primitif ne se montre que chez les Poissons osseux, animaux relativement récents, aussi éloignés des types primitifs des Poissons que les Oiseaux peuvent l'être des Reptiles, et dont tout le développement est affecté de la tachygénèse la plus intense, tandis que le type néphridien franchement métaméridé, celui qu'on observe déjà chez les Vers annelés, est justement celui de l'*Amphioxus*, des Myxinoïdes, parmi les Poissons marsipobranches, des Sélaciens et des Batraciens apodes, tous Vertébrés très anciens et très primitifs; la métaméridation de l'appareil néphridien des Sélaciens et des Batraciens apodes a si bien, chez ces animaux, un caractère ancestral (1) que, conformément à la loi de Serres,

(1) H. C. Redeke (*Kleine Beiträge zur Anatomie der Plagiostomen*, Tijdschrift Nederl. Dierk. Ver. (2) Deel 6, 1899, p. 119-136, pl. IV et V) a insisté récemment sur le caractère primitif du système urogénital des Holocéphales, chez lesquels chaque segment rénal possède encore plus ou moins nettement son propre canal excréteur; ces canaux ne sont pas fusionnés l'un

elle se montre très nette chez les embryons et chez les jeunes, pour s'effacer ensuite plus ou moins par suite de la multiplication des canalicules rénaux. Tous ces faits sont contraires à l'hypothèse qui attribue au pronéphros des Téléostéens un caractère ancestral; un tel pronéphros laisse complètement inexpliquées les dispositions que présentent les Vertébrés primitifs ; tout est clair, au contraire, et confirme l'arbre de succession généalogique des Vertébrés, si l'on coordonne les phénomènes, comme nous l'avons fait au début de ce paragraphe, en s'aidant de la notion de la tachygénèse.

II. La considération de la tachygénèse permet encore de relier entre eux, d'une façon simple, les rapports si complexes que présentent les néphridies avec l'appareil génital chez les Vers annelés. Dans ces rapports on constate les états suivants :

a. La néphridie sert, au moment de la maturité sexuelle, à l'évacuation des éléments génitaux, sans subir aucune transformation (beaucoup de Polychètes errants).

b. La néphridie se modifie graduellement pendant le développement des organes génitaux. Ces modifications sont plus ou moins profondes; elles peuvent n'affecter que le pavillon terminal qui se dilate en tous sens, s'évase fortement pour recevoir les ovules et les spermatozoïdes; elles peuvent aussi s'étendre à la néphridie tout entière, le canal néphridien participant, dans certains cas, à la croissance du pavillon (*Polygordius*, SYLLIDIENS, SPIONIDIENS), tandis que, dans d'autres, il s'atrophie à mesure que le pavillon se développe. Chez plusieurs espèces de *Dasybranchus* le phénomène se produit successivement d'avant en arrière, et à mesure que le pavillon génital se développe, la néphridie correspondante s'atrophie, de sorte que, dans le même individu, on trouve d'avant en arrière des pavillons génitaux isolés, des pavillons génitaux liés à des

avec l'autre dans la région postérieure du système, dans lequel il ne s'est pas encore différencié du rein génital (Geschlechtsniere).

néphridies bien développées, des néphridies à petit pavillon.

c. Chez les gemmes d'*Autolytus* et les *Myrianis*, les AMPHINOMIENS, les POLYNOÏNIENS, les *Ophiodromus*, les pavillons acquièrent d'emblée leur forme agrandie et très probablement aussi chez la plupart des Polychètes tubicoles dont les néphridies, en nombre extrême, ont toujours un immense pavillon.

d. La néphridie ne suffisant plus à elle seule à la fonction rénale et à l'évacuation des produits génitaux, il se fait, à l'époque de la maturité sexuelle, un organe spécial, le *pavillon génital*. Ce pavillon, peut, à son tour, servir de véhicule aux cellules reproductrices et, suivant les cas, se comporter de manières différentes vis-à-vis de la néphridie (1).

Chez les Alciopidés, l'orifice externe de l'organe segmentaire donne accès dans une cavité du sac néphridien, où débouche un canal qui va se terminer en cul-de-sac dans la région postérieure du segment immédiatement précédent. Ce canal aveugle présente à son extrémité des faisceaux de cellules pourvues d'un long tube et d'un flagellum, toutes spéciales aux néphridies des Polychètes et que l'auteur appelle, à cause de leur forme, des « solenocytes » correspondant aux flammes vibratiles des Rotifères, des Plathelminthes et des Némertiens. Dans les segments les plus antérieurs, ces néphridies seules existent; mais, plus en arrière, chez les animaux encore éloignés de l'état de maturité sexuelle, on observe des poches septales profondes; ce sont les entonnoirs génitaux encore imparfaitement développés. Chez les animaux sexuellement mûrs, chacune de ces poches s'accroît beaucoup en tous sens, se couvre de cils très longs et très denses; puis son extrémité aveugle se fusionne presque sur la moitié de son

(1) E. S. Goodrich, *On the Nephridia of the Polychæta*. Part I, *On Hesione, Tyrrhena and Nephthys* (Quart. Journ. of microscop. Science, vol. XL, 1897, p. 185-195, pl. VI-IX). — Part. II, *Glycera and Goniada* (Id., vol. XLI, 1898, p. 439-457, pl. XXXII-XXXV). — Part III, *The Phyllodocidæ, Syllidæ*, etc., *with Summary and Conclusions* (Id., vol. XLIII, 1900, p. 699-748, pl. XXXVII-LXII).

étendue avec le canal néphridien voisin, dans lequel elle vient finalement s'ouvrir. Le processus est le même dans les deux sexes.

Chez les Phyllodociens, comme l'un de nous l'a constaté, [Ch. Gravier (1)], les Nephthydiens, les Glycériens, la néphridie, proprement dite, simple ou ramifiée dans une masse spongieuse (Glycériens), présente également une extrémité aveugle, ramifiée qui, au moment où les éléments reproducteurs achèvent leur évolution, se fusionne avec l'entonnoir génital qui en est primitivement indépendant.

Chez le *Dasybranchus gajolæ*, le pavillon génital conserve son indépendance vis-à-vis de la néphridie qui disparaît peu à peu et constitue un organe nouveau.

Enfin, dans un dernier stade, le pavillon génital, au lieu de se substituer à la néphridie, coexiste indéfiniment avec elle.

Par adaptation réciproque des éléments génitaux et des néphridies, on passe naturellement de l'état *a* à l'état *b*; l'état *c* résulte d'une simple accélération de cette adaptation; c'est un fait normal de tachygénèse. Les diverses formes de l'état *d* reproduisent presque exactement les phénomènes tachygénétiques qui ont conduit aux métamorphoses des Insectes. La transformation des organes est généralement obtenue par la multiplication et la spécialisation d'éléments indifférenciés qui sont primitivement disséminés parmi les éléments déjà différenciés et qu'ils doivent, en partie, remplacer. Ces éléments se groupent d'abord en nids dans l'organe qui doit se modifier; puis les nids se rassemblent en formant une région indifférenciée; plus tard, au cours même du développement de l'organe, les éléments indifférenciés se mettent à part, formant dès les premières phases de l'évolution un bourgeon ou histoblaste distinct; enfin la tachygénèse poursuivant son œuvre, le bourgeon arrive à se développer simultanément avec l'organe primi-

(1) Ch. Gravier, *Recherches sur les Phyllodociens* (Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, t. XXIX, 1896, 8 pl.).

tif, et forme un organe nouveau qui revêt d'emblée la forme définitive, peut laisser subsister à côté de lui l'organe primitif ou se développer assez vite pour déterminer son avortement et se substituer à lui. Tout s'explique dans l'histoire des néphridies et des canaux vecteurs de l'appareil génital des Polychètes si l'on admet que le *pavillon génital* est non pas un organe indépendant originairement de la néphridie mais le produit d'un histoblaste de remplacement. C'est seulement faute de la notion de la tachygénèse que Cosmovici (1) et Goodrich ont été conduits à en faire un organe primitif, comme la néphridie elle-même, mais dont l'origine, dans leur conception, demeure parfaitement inexpliquée.

La localisation des glandes génitales dans certains segments n'est, chez les Vers annelés, qu'un phénomène secondaire; elle n'existe pas encore chez certaines formes primitives de Polychètes, les Phyllodociens, par exemple. Tous les segments sont fondamentalement identiques, et une modification produite chez quelques-uns d'entre eux sous l'influence de certaines conditions doit, en vertu du mode d'action de l'hérédité, avoir une tendance à apparaître chez tous. Il pourra donc se produire des bourgeons de remplacement des néphridies, aussi bien dans les segments stériles que dans les segments sexués, et si la tachygénèse détermine le développement simultané de tous ces bourgeons, on arrive au cas des *Capitella*, chez lesquelles les néphridies se localisant dans les treize premiers segments abdominaux, le nombre des paires de néphridies, dans cette région, va en croissant de deux à six par segment.

Les faits présentent, du reste, une beaucoup plus grande

(1) L. C. Cosmovici, *Glandes génitales et organes segmentaires des Annélides Polychètes* (Arch. de Zool. expérim. et générale, t. VIII, 1879-80, p. 233-372, pl. XIX-XXVIII).

(2) H. Eisig, *Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte nebst Untersuchungen zur vergleichende Anatomie und Physiologie* (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 16. Monogr., 1887, 906 p., 37 pl.).

netteté chez les Oligochètes que chez les Polychètes. Chez les *Æolosoma*, les néphridies des segments génitaux servent de canaux vecteurs aux éléments reproducteurs. Chez les autres Oligochètes d'eau douce, les néphridies des segments génitaux disparaissent au moment de la reproduction et sont remplacées par des néphridies nouvelles, constituées de toutes pièces et revêtant d'emblée une forme adaptée à leur nouvelle fonction. C'est justement le stade qui fait défaut jusqu'ici chez les Polychètes, tandis que chez les Oligochètes, manque le stade de transformation des néphridies primitives qu'on observe chez un certain nombre de Polychètes. Si maintenant, par tachygénèse, les ébauches productrices des néphridies génitales se développent de plus en plus tôt, sans attendre la disparition des néphridies primitives, ce qui est fréquent dans l'histoire des organes de remplacement, ces néphridies génitales peuvent arriver à coexister d'une manière permanente avec les néphridies excrétrices ; c'est justement ce qu'on observe chez les Lombriciens terrestres et les Sangsues dont les segments génitaux sont pourvus chacun des deux sortes de néphridies, qu'on peut appeler les néphridies excrétrices et les néphridies génitales. Ce même processus pourra conduire, comme chez les *Capitella*, à la coexistence de deux ou plusieurs paires de néphridies dans un même segment, ce qui est réalisé chez les *Brachydrilus* Benham (1), ainsi que chez un autre Oligochète australien décrit par Fletcher (2) et pour lequel Beddard (3) a proposé le nom de *Trinephrus*. Si maintenant, au lieu de séparer les observations faites sur les Polychètes et celles concernant les Oligochètes, on les dispose dans une même série, comme on y est autorisé par la très proche parenté de ces animaux, on voit qu'aucun des stades prévus par la

(1) W. B. Benham, *Note on a new Earthworm* (Zool. Anzeiger, t. XI, 1888, p. 72-75).

(2) J. J. Fletcher, *Notes on australian Earthworms* (Proc. of the Linn. Soc. N. S. Wales, vol. III, 1889, p. 1521-1558).

(3) F. E. Beddard, *Oligochæta* (*Earthworms*, etc.) *and Hirudinea* (*Leeches*) (The Cambridge natural history, vol. II, 1896, p. 345-408).

tachygénèse ne fait défaut, ce qui rend très vraisemblable que c'est bien à elle qu'est due la superposition de deux ou plusieurs paires de néphridies dissemblables d'abord, semblables ensuite, dans un même segment des Vers annelés. Il est probable d'ailleurs que dans les deux classes des Polychètes et des Oligochètes, les phénomènes se sont développés parallèlement, et on peut espérer trouver dans les deux groupes les séries complètes ; il n'y a pas lieu de se préoccuper des Hirudinées qui ne sont qu'une modification des Oligochètes.

III. L'adaptation des néphridies au transport des éléments génitaux, leur transformation dans ce but, d'abord temporaire, puis définitive, la différenciation de deux sortes de néphridies d'abord exclusives l'une de l'autre, puis leur superposition, phénomène si frappant chez les Vers chétopodes, ont leurs correspondants, dus aux mêmes causes, dans le développement et la transformation du système urogénital des Vertébrés. Le système néphridien, dont nous avons précédemment décrit la formation, se développe chez tous les Vertébrés et constitue chez eux le *rein précurseur* ou *pronéphros*.

Plus tard, un second système de canalicules se développe d'une manière indépendante constituant le *rein primitif* ou *mésonéphros*. Le fait que les premiers de ces canalicules peuvent coexister dans un même segment avec les canalicules pronéphridiens (*Sélaciens*, *Ichthyophis*) et que la disparition des canalicules pronéphridiens suit de très près ou précède leur apparition, les caractérise comme des canalicules de remplacement. C'est justement une partie de ces tubules de remplacement qui sont employés comme canaux vecteurs des glandes génitales ; nous nous trouvons donc exactement dans les mêmes conditions que chez les Vers chétopodes. Ces tubules peuvent d'ailleurs produire à leur tour des tubules secondaires par une sorte de bourgeonnement, de manière qu'à chaque segment du corps (myoméride), peuvent correspondre cinq ou six tubules, et que leur disposi-

tion métamérique primitive, constatée chez tous les Poissons, les Batraciens apodes, les Reptiles (Hoffmann) (1) et les Oiseaux (Segdwick) (2), arrive à être complètement masquée. Prenant l'avance sur les tubules transversaux, le canal collecteur s'allonge rapidement; les tubules pronéphridiens qui devaient s'ouvrir à son intérieur et qui sont destinés à disparaître, cessent de se former sauf à son extrémité antérieure, leur nombre va se réduisant des Marsipobranches aux Sélaciens et de ceux-ci aux Téléostéens; en revanche, par suite de la précocité de leur propre formation, les tubules du mésonéphros qui auraient dû acquérir un canal collecteur spécial s'ouvrent dans le canal collecteur existant déjà; tous ces faits relèvent de tachygénèse; mais l'hérédité intervient pour rétablir les choses; par des procédés qui impliquent une rapidité variable de développement, le canal unique du pronéphros se dédouble longitudinalement en deux autres canaux dont l'un, le *canal de Müller*, demeure en continuité avec ce qui reste antérieurement du pronéphros, tandis que l'autre, le *canal de Wolf*, demeure seul en connexion avec les tubules du mésonéphros; la signification des deux canaux de Müller et de Wolf (3) paraît ainsi bien claire : le canal de Müller représente le canal

(1) C. H. Hoffmann, *Zur Entwickelungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien* (Zeitsch. für wissensch. Zool., Bd XLVIII, 1889, p. 260-300, pl. XVII-XVIII).

(2) A. Sedgwick : 1. *Development of the Kidney in its relation to the Wolffian body in the chick* (Quart. Journ. of microsc. Science, vol. XX, 1880, p. 146-166, 2 pl.). — 2. *On the development of the structure known as the « Glomerulus of the headkidney » in the Chick* (Proc. of the Cambr. Philos. Soc., t. III, 1880, p. 3-6). — 3. *On the early development of the anterior part of the Wolffian duct and body in the chick, together with some remarks on the excretory system of the Vertebrata* (Quart. Journ. of microsc. Science, vol. XXI, 1881, p. 432-468).

(3) Le développement du canal de Müller chez les Amniotes est encore, malgré de très nombreuses recherches, l'objet de bien des controverses. D'après certains auteurs (Waldeyer, Braun, Janosik, Wiedersheim, Hoffmann, etc.), ce canal, chez les Mammifères, les Oiseaux et les Reptiles, serait une néoformation tout à fait indépendante du canal du mésonéphros. Les recherches de A. Sedgwick sur le Poulet semblent bien établir cependant que les choses se passent chez les Amniotes comme chez les Anamniotes. Quoi qu'il en soit, ces discussions n'altèrent en rien la théorie qui est exposée ici.

collecteur des néphridies primitives purement excrétrices; le canal de Wolf est le canal collecteur des néphridies de remplacement, des néphridies génitales; il correspond aux canaux déférents des Oligochètes terricoles.

Seulement, la tachygénèse agissant également sur tous les segments homonomes, il s'est développé presque chez tous des néphridies de remplacement, et partout aussi, les néphridies primitives se sont résorbées ou ont avorté; il en résulte que le mésonéphros se substitue, même au point de vue excréteur, au pronéphros; l'étendue de la glande génitale étant d'ailleurs limitée, le mésonéphros se divise en deux parties: le *rein génital* et le *rein urinaire*. Le premier ne reste en rapport avec les glandes génitales que chez les mâles et il subit chez les Amniotes une régression profonde; le second, souvent désigné sous le nom de *métanéphros*, devient le rein définitif des Amniotes. Il semble que les canalicules du rein génital, suffisants pour permettre le passage des spermatozoïdes, soient devenus, peut-être par suite d'un accroissement de volume des œufs, insuffisants pour le passage de ceux-ci; ils empruntent dès lors le nouveau canal collecteur du pronéphros ou canal de Müller, dont la persistance chez les femelles est ainsi justifiée.

Dans ses grandes lignes, le développement de l'appareil urogénital des Vertébrés, si étrange et si inintelligible en apparence, se déroule donc dans une logique parfaite; il est calqué, avec une accélération et une exagération considérables des phénomènes, sur celui des Chétopodes dont la tachygénèse nous a précédemment fait comprendre tous les détails.

IV

LA TACHYGÉNÈSE ET LA MORPHOLOGIE DES LARVES

Formes larvaires dues à la tachygénèse. — Le propre de la tachygénèse est de faire apparaître d'emblée, dans le cours du développement, des caractères dont la réalisation phylogénétique a dû demander une longue élaboration. Ces caractères peuvent être positifs ou négatifs; ce sont, dans le premier cas, des parties qui semblent construites en vue d'un usage déterminé, ce qui a fourni au finalisme ses arguments les plus puissants; dans le second, des dispositions ou des organes qui font défaut. Lorsque, dans un groupe zoologique donné, des dispositions particulières sont supprimées, des organes ou des parties d'organes cessent de fonctionner et manquent chez l'adulte, il arrive encore fréquemment que ces dispositions, ces organes ou parties d'organes se montrent par répétition patrogénique, jusqu'à un certain âge, chez les embryons d'un certain nombre de représentants du groupe, mais finissent, en vertu de la tachygénèse, par ne plus apparaître chez d'autres. C'est ce que nous avons déjà signalé pour la métaméridation. Faute de la notion de la tachygénèse, cette absence a paru à certains naturalistes un fait capital qui les a conduits par exemple à dissocier la classe des Géphyriens et à séparer complètement les Géphyriens armés des Géphyriens inermes (1); bien que parmi les Géphyriens

(1) A. de Quatrefages, *Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce*. I, *Annélides et Géphyriens* (suites à Buffon). Paris, 1865.

B. Hatschek [1. *Ueber Entwickelungsgeschichte von Echiurus und die systematische Stellung der Echiuridæ* (*Gephyrei chætiferi*), Arb. d. zool. Inst. Wien, t. III, 1880, p. 45-78, pl. IV-VI). — 2, *Ueber Entwicklung von Sipunculus*

inermes, les Siponcles présentent des soies embryonnaires qui font complètement défaut aux *Phoronis* (1). De même, les pattes abdominales [*Campodea* (fig. 66), *Machilis*, certains Staphylins], qui font défaut chez presque tous les Insectes, se montrent chez les embryons d'un certain nombre d'entre eux [*Phyllodromia*, *Mantis*, *Gryllotalpa*, *Bombyx*, *Lasiocampa*, *Smerinthus*, *Æcanthus*, *Anurophorus*, *Hydrophilus* (fig. 67), *Melolontha*, *Lina*, etc.] et manquent chez les autres. Le développement des néphridies, dans les types où le nombre de ces organes est réduit, a donné lieu à de nombreuses constatations analogues. Mais le fait de cet ordre le plus intéressant est fourni par les larves des Bryozoaires. On sait que chez les Bryozoaires ectoproctes, l'intestin est en quelque sorte caduc et disparaît périodiquement pour être bientôt remplacé par un autre. Il suit de là que la paroi du corps ou cystide, a une persistance beaucoup plus grande que les viscères, si bien que ces derniers sont périodiquement régénérés par elle. En comparant entre elles les larves de Bryozoaires parvenues à maturité, c'est-à-dire au moment où elles vont se fixer, on assiste à la suppression graduelle de leur tube digestif et à leur réduction au cystide. Le tube digestif est, en effet, complet chez les larves des Entoproctes (fig. 68); il est déjà un peu réduit, quoique bien différencié, chez les larves dites *Cyphonautes* des *Hypophorella*, *Alcyonidium albidum*, *Mem-*



Fig. 66. — Partie antérieure du *Campodea fragilis*. — *A*, antennes; *S*, stigmates; *P*, pattes; *P'*, pattes rudimentaires abdominales (d'après Palmén).

nudus (Id., t. V, 1883, p. 61-140, 6 pl. et 1 fig. dans le texte)] sépare également les *Echiurimorpha* des *Sipunculimorpha*, et considère les premiers comme formant un ordre intermédiaire entre les Oligochètes et les Polychètes.

(1) Parmi les *Echiurimorpha*, les genres *Hamingia* Danielssen et Koren, et *Saccosoma* Danielssen et Koren sont dépourvus de soies ; ils ne peuvent donc être décrits comme armés ou comme sétifères, ainsi que le sont les genres dont ils ne peuvent être séparés.

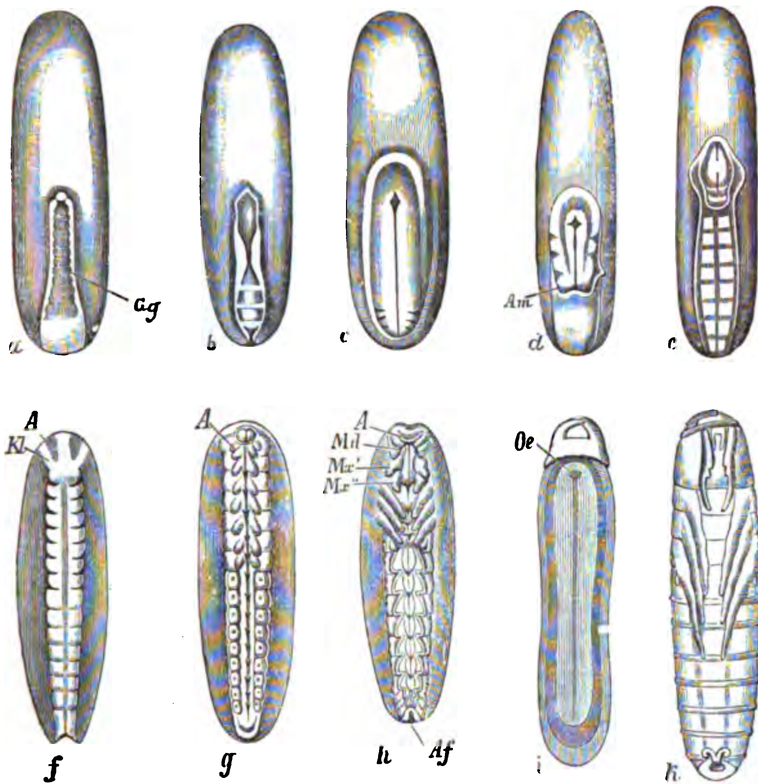


Fig. 67. — Développement de l'embryon de l'*Hydrophilus piceus*. — Tous les embryons, sauf *i*, sont vus par la face ventrale. — *a*. Les bords de la bandelette primitive se relèvent de façon à former une gouttière ou sillon primitif *Gg*. — *b*. Les bords se sont dejà soudés au milieu. — *c*. La gouttière est presque entièrement transformée en tube. — *d*. Le repli caudal des membranes embryonnaires s'étend au-dessus de l'extrémité postérieure de la gouttière transformée maintenant en tube, et s'avance d'arrière en avant; *Am*, amnios. — *e*. Les membranes embryonnaires ont presque complètement recouvert la bandelette. — *f*. La bandelette est maintenant divisée en 17 métamérides et est complètement recouverte par les membranes embryonnaires; *Kl*, lobes procéphaliques; *A*, antennes. — *g*. La bandelette s'étend sur toute la longueur de la face ventrale. On aperçoit la lèvre supérieure bilobée, les antennes *A*, les mâchoires et les pattes; le septième métaméride porte aussi des rudiments de membres. Les métamérides abdominaux présentent aussi de petites invaginations arrondies (rudiments de trachées). Un sillon longitudinal s'étend de la bouche à l'anus. — *h*. La bandelette primitive recouvre toute la face ventrale de l'œuf. Les orifices des invaginations (stigmates) sont devenus très petits. Le premier méride abdominal porte encore des membres rudimentaires. Les ganglions de la chaîne ventrale sont ébauchés. *Md*, *Mx'*, *Mx''*, pièces de l'armature buccale; *Af*, anus. — *i*. Embryon vu par la face dorsale. La plaque dorsale s'est transformée en un tube; *Oe*, orifice du tube. — *k*. Embryon un peu avant l'éclosion (d'après Kowalevsky).

branipora (fig. 69) ; il est encore bien reconnaissable chez la larve d'*Alcyonidium polyoum* ; il se réduit à une simple poche chez les larves de *Pherusa*, de *Flustrella* (fig. 70) et d'*Eucratea* ; il n'y en a plus de trace chez les autres larves; celles

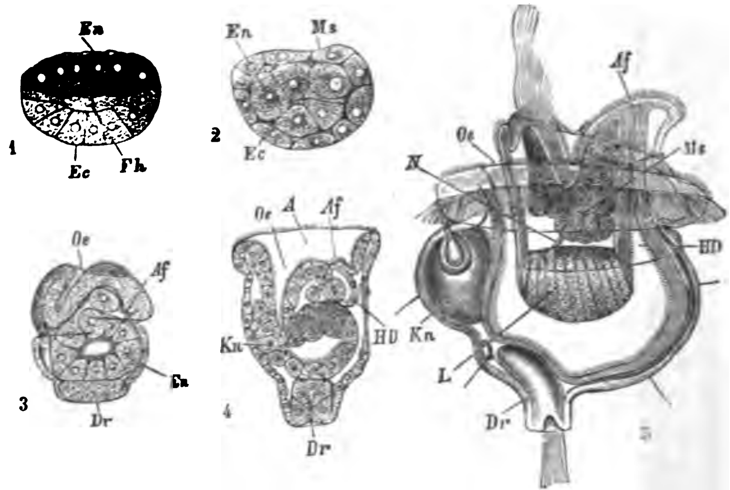


Fig. 68. — Développement de la *Pedicellina echinata*. — 1. *Blastula*, dont le côté entodermique *En* est aplati; *Ec*, exoderme; *Fh*, cavité de segmentation. — 2. Coupe optique d'un stade plus avancé; *Ms*, une des deux cellules primitives du mésoderme. — 3. Coupe optique d'un embryon plus âgé; *Oe*, œsophage; *Af*, rudiment du rectum; *En*, entoderme; *Dr*, organe aboral. — 4. Coupe optique d'une jeune larve; *A*, vestibule; *Oe*, œsophage; *Af*, rudiment du rectum; *HD*, intestin; *Kn*, organe dorsal. — 5. Jeune larve libre; mêmes lettres; en outre : *N*, néphridie; *L*, plaque glandulaire de l'estomac (d'après B. Hatschek).

des Bryozoaires d'eau douce se réduisent enfin à un simple ovoïde creux et cilié extérieurement.

Le même processus qui fait apparaître d'emblée, au cours du développement, certains caractères phylogénétiques peut, dans quelques cas, faire disparaître des stades normaux, absolument typiques pour un groupe déterminé. Ainsi, Pelseneer (1) a signalé un curieux cas de tachygénèse chez

(1) P. Pelseneer, *La condensation embryogénique chez un Nudibranche* (Travaux de la Station zoologique de Wimereux, t. VII, 1899, p. 513-520, pl. XXVII) (Miscellanées biologiques dédiées au professeur A. Giard, à l'occasion du 25e anniversaire de la fondation de la Station zoologique de Wimereux, 1874-99).

un Nudibranche, le *Cenia Cocksi*. Ce Mollusque éclot avec la forme de l'adulte, sans larve nageuse. A. Vayssière (1) a découvert un second fait du même ordre. Chez la *Pelta coronata*, le stade véligère manque également, le jeune

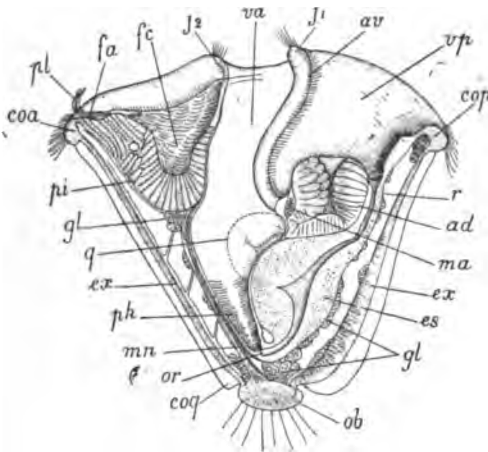


Fig. 69. — Coupe optique d'un *Cyphonautes* (larve de *Membranipora* ou d'*Alcyonidium albidum*) complètement développé. — *va*, chambre antérieure du vestibule ; J_1, point où la bande ciliée postérieure *cop* se réunit à l'arceau vestibulaire *av*; *vp*, chambre postérieure ou anale; *r*, rectum; *ad*, organe adhésif; *ma*, muscle adducteur des valves; *ex*, exoderme; *es*, estomac; *gl*, cellules mésodermiques bourrées de granules réfringents; *ob*, organe aboral; *coq*, valves chitineuses; *or*, entrée de l'œsophage; *mn*, tractus musculo-nerveux; *ph*, pharynx; *q*, cornes de l'organe adhésif; *pi*, organe piriforme ; *coa*, bande ciliée antérieure se prolongeant jusqu'en J_2; *fa*, fossette antérieure; *fc*, gouttière ciliée de l'organe piriforme; *pl*, plumet vibratile (d'après Prouho).

abandonne les enveloppes de l'œuf avec l'aspect de l'animal adulte. Le velum n'est plus représenté que par une rangée de cils au blastopore. Ces faits sont tout à fait exceptionnels chez les Opisthobranches : ainsi chez une forme très voisine des *Cenia*, la *Limapontia capitata*, le développement ne présente pas ce caractère; il offre un stade véligère normal, avec coquille nautiliforme. Ils deviennent, au contraire, la règle chez les Gastéropodes d'eau douce (2).

(1) A. Vayssière, *Note sur un nouveau cas de condensation embryogénique observé chez le Pelta coronata, type de Tectibranche* (Zool. Anz., Bd XXIII, 1900, p. 286-288).

(2) Certains naturalistes considèrent les formes larvaires, même les mieux caractérisées et les plus constantes dans un groupe zoologique

Organes larvaires nouveaux dus à la tachygénèse. — Si la tachygénèse supprime des organes qui, patrogéniquement, devraient apparaître chez les embryons, elle peut aussi être la cause déterminante de la formation d'organes qui sont dus à ce qu'au cours du développement, certaines régions du corps primitivement de même étendue, mais entre lesquelles il s'est phylogénétiquement établi une disproportion, deviennent très rapidement inégales. Comme les autres organes n'ont pas éprouvé la même modi-

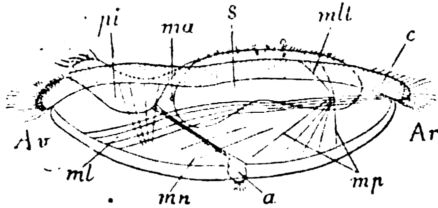


Fig. 70. — Vue latérale d'une larve de *Flustrella hispida*. — *Av*, extrémité antérieure; *pi*, organe piriforme; *ma*, muscle adducteur : *s*, sac interne (disque adhésif) ; *mlt*, muscles latéraux transversaux; *c*, couronne ciliée; *Ar*, extrémité postérieure; *mp*, muscles pariétaux ; *a*, organe aboral; *mn*, tractus musculo- nerveux; *ml*, muscles longitudinaux (d'après Prouho).

important, comme déterminées uniquement par la vie larvaire et dépourvues de toute signification phylogénique. Ainsi, F. Houssay (*) pense que la trochophore se transforme en Annélide, grâce à une métabolie dont le déterminisme lui paraît résider « dans l'entrave apportée aux changements évolutifs par l'adaptation trop juste de la forme larvaire à son milieu ». La trochophore serait « une adaptation très précoce qui a arrêté la forme et l'a empêchée de subir son évolution normale ». Or, chez les Polychètes, en général, la trochophore ne semble nullement être une entrave à la marche de l'évolution ; elle conserve longtemps sa forme et ses caractères généraux, après que la métaméridation s'est nettement manifestée en avant du pygidium; certains de ses caractères larvaires, comme les ceintures ciliées, persistent même chez l'adulte, ainsi que l'un de nous l'a signalé chez les Phyllodociens (**) et sont reproduits sur chaque segment chez l'*Ophryotrocha puerilis*, la *Nerilla antennata*, etc.; son adaptation au milieu, précoce sans doute, mais non « trop juste » n'est la cause d'aucun arrêt; on ne voit pas quelle perturbation cette larve vient apporter dans le développement de l'Annélide.

Pour le même auteur, le Nauplius correspond simplement à un temps d'arrêt dans l'évolution normale. Le fait qu'il est constitué toujours et seulement de trois segments, qu'il se retrouve dans l'embryogénie de Crustacés qui diffèrent si fortement les uns des autres à l'état adulte, que l'évolution de ses appendices offre une constance absolue, indique cependant

(*) F. Houssay, *La forme et la vie, essai de la méthode mécanique en zoologie*. Paris, 1900. Schleicher frères, éditeurs, 924 pages, 782 figures dans le texte.

(**) Ch. Gravier, *Recherches sur les Phyllodociens* (Bull. scient. de la France et de la Belgique, 8 planches, t. XXXI, 1896).

fication de croissance, les parties à croissance rapide se replient de diverses façons, de manière à ne pas gêner le jeune animal, et prennent ainsi l'aspect d'organes spéciaux dont l'interprétation paraît au premier abord fort difficile.

Le développement des Clavelines parmi les Tuniciers, celui des *Phoronis* parmi les Géphyriens, présentent deux cas de ce genre produits par la tachygénèse, dans des conditions bien différentes, et par cela même d'autant plus intéressants.

Les larves des Tuniciers se fixent, comme on sait, par leur extrémité antérieure (fig. 71); leur bouche est alors tout près de l'obstacle contre lequel a eu lieu la fixation et qui restreint singulièrement le champ d'action des cils vibratiles de la branchie, seuls organes capables d'attirer vers

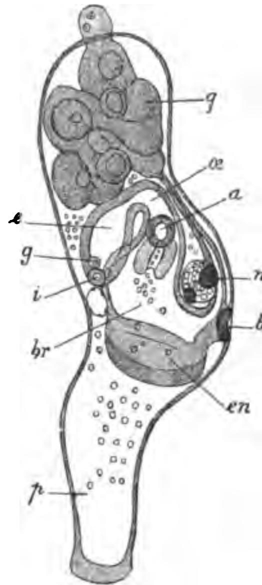


Fig. 71. — Jeune *Ciona intestinalis* peu de temps après la fixation, vue du côté droit. — *q*, queue en voie de résorption surmontée du reste de la tunique caudale; *œ*, œsophage; *a*, orifice péribranchial droit et au-dessous de lui, pointillées, les deux fentes branchiales primitives encore fermées; *n*, vésicule nerveuse supportée par le tube nerveux qui communique encore en avant avec le sac branchial; *a*, une des invaginations cloacales; *b*, bouche; *en*, endostyle; *p*, pédoncule fixateur; *br*, branchie; *i*, rudiment de l'intestin; *g*, ébauche du corps réfringent; *e*, estomac (d'après Willey).

que cette larve ne présente pas seulement un intérêt de curiosité. Si on lui attribue une signification phylogénique, les choses s'expliquent; si on la considère comme due à un simple temps d'arrêt, on est obligé, à cause de sa fréquence — non fortuite — dans l'évolution de types très divers, de faire intervenir des causes inconnues et même insoupçonnées. C'est substituer à une interprétation en accord avec les données acquises, une hypothèse gratuite qui n'a aucune valeur explicative.

Que bien des formes larvaires soient exceptionnellement adaptatives et sans intérêt au point de vue phylogénique, personne ne le conteste; nous avons même appelé *armozogénies* les embryogénies où des adaptations temporaires de l'embryon apparaissent et peuvent tenir la plus grande place; mais, que toutes les formes larvaires se soient intercalées accessoirement dans l'ontogénie, dont elles troubleraient les phénomènes normaux, c'est là une manière de voir qui est actuellement tout à fait inadmissible.

l'animal les aliments pulvérulents et l'eau aérée dont il a besoin. Le plus souvent la jeune larve bascule pour ainsi dire autour de son point de fixation de manière à porter ses deux orifices buccal et anal à l'opposé de l'obstacle (fig. 72 et 73). Comme la plupart des animaux qui se fixent à l'état

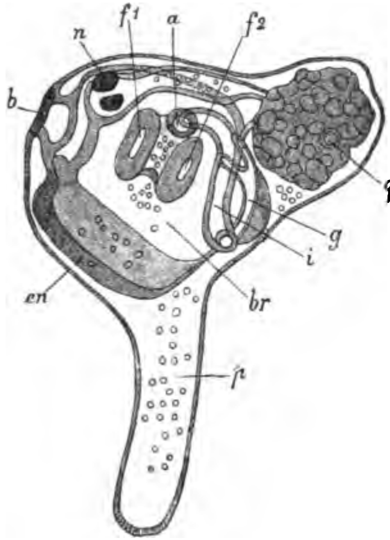


Fig. 72. — Jeune *Ciona* ayant déjà tourné de 90° vue du côté gauche. — Mêmes lettres que dans la figure précédente ; f_1, f_2, première et seconde fentes branchiales ouvertes ; entre elles, apparaît le sac péribranchial gauche encore très limité et s'ouvrant au dehors par l'orifice *a* (d'après Willey).

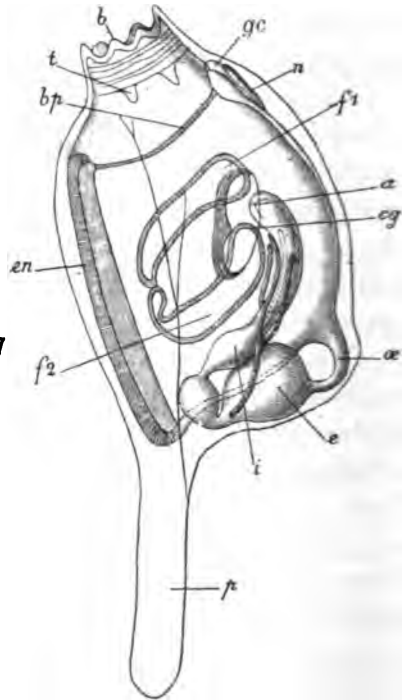


Fig. 73. — Jeune *Ciona* ayant accompli toute sa rotation. — Mêmes lettres ; *gc*, rudiment du cerveau ; *cg*, extrémité supérieure de la deuxième partie apparaissant à travers l'invagination locale ; *bp*, arc cilié ; *t*, tentacules ; *b*, orifice afférent ; sur l'intestin, commencent à s'étendre les branches de l'organe réfringent (d'après Willey).

de larve se fixent de même par leur extrémité antérieure, ce qui est tout naturel, puisque c'est la région qui, dans leur mode habituel de locomotion, rencontre la première l'obstacle, tous ces animaux se trouvent, après la fixation, dans les mêmes conditions et effectuent par conséquent une *métamorphose rotative* analogue. Cette métamorphose

est réalisée normalement par une rétraction de la paroi du corps dans la région qui se rapproche de l'obstacle, une élongation de cette paroi dans la région qui s'en éloigne. La tachygénèse doit donc amener une croissance plus rapide de cette dernière, qui, pour se loger sous la tunique de la jeune larve, se replie à l'intérieur du corps, et se déploie au moment de la rotation dont elle abrège la durée d'autant.



Fig. 74. — Larve *Actinotrocha* de *Phoronis*, au moment de l'introduction du tube digestif dans le sac évaginé. — *Lt*, tentacules sous le lobe préoral; *D*, extrémité axiale du corps; *S*, sac sous-tentaculaire évaginé où le tube digestif a pénétré (d'après Metschnikoff).

Les *Phoronis* ne sont pas fixés, mais habitent dans des tubes. Chez les animaux qui vivent dans ces conditions ou dans des conditions analogues, l'évacuation des matières fécales n'est facile que si l'anus se rapproche de l'orifice du tube et par conséquent de la bouche. L'animal a pu y parvenir graduellement par la contraction constante de ses muscles suivant la ligne ano-buccale et leur relâchement suivant la ligne opposée. Cette attitude habituelle a eu pour résultat d'amener un raccourcissement permanent héréditaire de la ligne qui va de la bouche à l'anus, tandis que la ligne opposée s'est allongée au maximum, de manière à permettre au corps de former une sorte de gibbosité en doigt de gant dans laquelle ont pénétré tous les viscères. Chez les larves de *Phoronis* qui sont connues sous le nom d'*Actinotrocha*, la partie ventrale du tégument qui doit s'allonger ainsi le fait très rapidement et s'invagine à l'intérieur du corps. Tant qu'elle est invaginée, la bouche et l'anus de la larve sont aux deux extrémités du corps; mais bientôt, elle se dévagine formant un sac externe dans lequel pénètre à son tour le tube digestif (fig. 74). L'extrémité du sac, qui est très long, devient l'extrémité postérieure

du corps, et de ce fait, l'anus se trouve brusquement reporté en avant, près de la bouche. La tachygénèse explique donc très simplement (1) le mécanisme de cette métamorphose qui a toujours paru si extraordinaire. Peut-être, le sac interne des larves de Bryozoaires est-il un organe analogue au pli des Clavelines.

Discordance entre les caractères réalisés chez les larves et le genre de vie qui les a produits. — On remarquera que, dans les deux cas que nous venons de citer, la tachygénèse a eu pour conséquence de provoquer l'apparition d'un caractère tout à fait en dehors des conditions

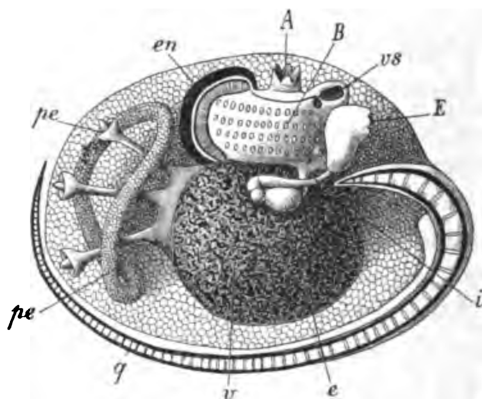


Fig. 75. — Larve de *Cystodites durus*. — *pe*, prolongements exodermiques autour d'un anneau; *en*, endostyle; *A*, orifice afférent; *B*, branchie; *vs*, vésicule sensorielle; *E*, orifice efférent; *i*, intestin; *e*, estomac se détachant en blanc sur le vitellus *v*; *q*, queue (d'après Lahille).

qui l'ont déterminé. Sans doute, cela est absolument conforme à la définition même de l'hérédité; mais lorsqu'un caractère nouveau est la conséquence d'un changement dans les conditions d'existence des ancêtres d'un animal et que ce changement se produit encore dans son évolution ontogénétique, l'hérédité tout en se substituant aux causes déterminantes de ce caractère, laisse souvent subsister une concordance entre le moment où la larve change de genre de vie et celui où apparaît le caractère nouveau. C'est

(1) E. Perrier, *Rapport sur le prix Serres* (Comptes rendus de l'Académie des Sciences, t. CXXIII, 1896, p. 1151-1159.

ainsi que chez les Ascidies simples, la métamorphose rotative ne se produit qu'après la fixation ; cependant, chez les Clavelines, le pli qui la prépare se produit bien avant, de telle sorte que, sans la notion de la tachygénèse, on serait amené à dire qu'il se produit *en vue* de cette rotation. Les choses allant plus vite encore chez les Ascidies composées, toute concordance entre la fixation de la larve et son changement d'orientation disparaît; le sac branchial complètement développé dans la larve, avant sa fixation, a déjà accompli, lorsqu'elle éclot, la moitié de sa rotation (fig. 75).

Si l'action de la tachygénèse ne pouvait être ici suivie pas à pas, si l'on ne connaissait que le développement des Ascidies composées, on ne pourrait supposer qu'il y ait eu un lien quelconque entre l'orientation de leur sac branchial réalisée d'emblée chez la larve nageuse et la fixation qui ne s'effectue que plus tard. Il serait facile de réunir un grand nombre de discordances semblables, graduellement réalisées dans les groupes les plus variés du Règne animal.

I. *Echinodermes.* — Cette discordance due à la tachygénèse a empêché jusqu'ici de saisir le véritable sens des phénomènes si singuliers en apparence du développement des Échinodermes.

La plupart des auteurs, et en particulier Bather (1), pensent que les arguments tirés de l'anatomie comparée, de l'embryogénie et de la paléontologie démontrent que les Échinodermes ont dû passer par un *pelmatozoic stage*, pendant lequel l'animal était fixé par une région de la paroi du corps voisine de la bouche; les autres orifices s'ouvrant sur la face opposée et présentant une tendance marquée vers l'extension radiaire pentamérique. E. W. Mac Bride exprime aussi l'opinion, à la suite de la description du développement de l'*Asterina gibbosa* (2) que l'ancêtre des Échino-

(1) F. A. Bather, *The Echinoderma* (A Treatise on Zoology, edited by E. Ray-Lankester, part III, 1900).

(2) E. W. Mac Bride, *The development of Asterina gibbosa* (Quart. Journ. of microsc. Science, n. s., vol. XXXVIII, 1896, p. 389-411, pl. XVIII-XXIX).

dermes était un animal fixé et l'un de nous l'admettait encore en 1881 (1).

Mais cette hypothèse de l'ancêtre pelmatozoïque fixé ne tient qu'imparfaitement compte de l'embryogénie si constante des Échinodermes. D'après les données de celle-ci, ces animaux auraient traversé le type phylogénétique *Dipleurula* que l'on retrouve plus ou moins altéré dans les formes larvaires diverses des Echinodermes actuels. L'animal était alors marin; son axe antéro-postérieur étant parallèle au fond sur lequel il se déplaçait, la bouche était antérieure et ventrale, l'anus postérieur et ventral également. Entre les deux, s'étendait un tube digestif rectiligne, avec peut-être une dilatation stomacale médiane. De chaque côté, il existait deux vésicules entérocéliques, l'une antérieure, l'autre postérieure, provenant de l'archenteron. Chaque vésicule antérieure, pourvue d'un diverticule, débouchait au dehors par un pore dorsal. Les deux pores dorsaux étaient peut-être fusionnés. L'épithélium exodermique était probablement cilié; le lobe préoral présentait un organe sensoriel longuement cilié, et en rapport immédiat avec les centres nerveux sous-jacents. Les cellules mésodermiques avaient une tendance à la sécrétion de carbonate de calcium cristallisé.

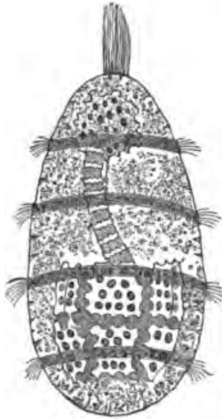


Fig. 76. — Larve pentatroque d'*Antedon*, avec une touffe apicale de cils, des ceintures ciliées *Wr* et l'ébauche des plaques basales et orales (d'après Thomson).

Tous les embryologistes, en effet, s'accordent à reconnaître que la larve primitive des Échinodermes, dite *larve pentatroque* (fig. 76), était fondamentalement un organisme d'une symétrie bilatérale parfaite (*Dipleurula*), à bouche et anus terminaux, traversé par cinq ceintures régulières

(1) E. Perrier, *Les colonies animales et la formation des organismes*, p. 619.

de cils vibratiles, c'était donc un *Ver annelé*, mais un Ver courbé en C, attitude si fréquente chez ces animaux.

Or, cet animal symétrique poursuit son développement, et cela dans tout l'embranchement, de telle façon que son côté droit devienne la face dorsale de l'animal définitif et que son côté gauche en devienne la face ventrale. Ce changement d'orientation au cours du développement est absolument caractéristique des Échinodermes; c'est un trait trop essentiel de leur ontogénie, pour qu'il n'ait pas une signification patrogénique. Dès lors, force est bien de conclure, à moins de renier la loi fondamentale de l'Embryogénie, la loi de Serres, que les Échinodermes étaient primitivement des Vers annelés, que ces Vers, après avoir été nageurs, sont tombés au fond de l'eau, et y sont demeurés, par suite de leur forme en C, couchés sur le côté (1). Cette *attitude pleurothétique* si fréquente dans le Règne animal (Lamellibranches monomyaires, Poissons pleuronectes, *Amphioxus*, etc.) a été le point de départ de leur développement dissymétrique. Ils ont dû, en effet, ramener leur bouche vers le sol, leur anus du côté opposé, les deux orifices du tube digestif arrivant ainsi à être placés aux deux extrémités d'un axe vertical. Ce résultat n'a pu être obtenu que par une double torsion qui a rendu forcément l'animal dissymétrique. Cette dissymétrie, cette torsion se retrouvent, dans le mode de développement des sacs péritonéaux de la larve et précèdent l'attribution respective du côté droit et du côté gauche de la larve à la face dorsale et à la face ventrale de l'adulte (fig. 77).

Tout ceci se déduit rigoureusement, et sans autre alternative possible, des faits observés et des principes universellement acceptés de l'embryogénie. Malheureusement, la larve des Échinodermes ne devient jamais ni rampante, ni pleurothétique; c'est au cours de sa vie pélagique qu'elle présente

(1) La fixation a été un phénomène exceptionnel qui ne se rencontre que chez les Blastoïdes, les Cystidés et les Crinoïdes et n'a pas été la cause de la torsion. Tout au plus aurait-elle pu produire une rotation autour d'un axe horizontal comme celle qu'on observe chez les Bryozoaires, les Cirripèdes et les Tuniciers.

les phénomènes de dissymétrie et de changement d'orientation caractéristiques du groupe. Il n'y a aucune relation entre le genre de vie qu'elle mène et ces changements inexplicables, étant donné ce genre de vie. On se résigne donc au mystère;

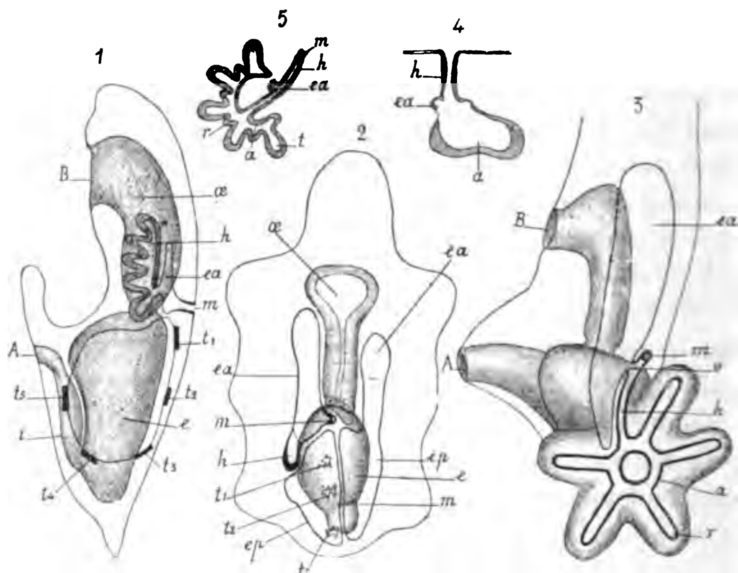


Fig. 77. — 1. Schéma d'une *Dipleurula* d'Étoile de mer vue du côté gauche. — 2. *Dipleurula* un peu plus jeune vue de dos. — 3. Schéma de la partie inférieure d'une *Bipinnaria* après la formation du cercle ambulacraire. — 4 et 5. Deux états de développement de l'hydrocèle d'une Holothurie. *A*, anus; *B*, bouche; *œ*, œsophage; *e*, estomac; *i*, intestin; *ea*, entérocèle antérieure; *ep*, entérocèle postérieure; *h*, hydrocèle; *m*, orifice aquifère, origine du madréporite, faisant communiquer l'entérocèle antérieure et, par son intermédiaire, le tube hydrophore avec l'extérieur; *o*, orifice du tube hydrophore dans l'entérocèle antérieure; *h*, tube hydrophore; *a*, anneau ambulacraire; *r*, canaux radiaux; *t*, dans la figure 5, tentacules; t_1, t_2, t_3, t_4, dans les figures 1 et 2, rudiments des plaques terminales (d'après Bury) (1).

on ne songe plus à recourir aux principes et l'on cherche sans aucun guide, au hasard, parmi les formes anciennes que la paléontologie a pu retrouver, quelque ancêtre commun aux Échinodermes (2), ancêtre qui reste lui-même inexplicable et

(1) H. Bury, *Studies in the Embryology of the Echinoderms* (Quart. Journ. of microsc. Science, n. s., vol. XXIX, 1889, p. 409-449, pl. XXXVII-XXXIX).

(2) Ce « Pelmatozoic ancestor », dont il est question plus haut (p. 259), tire en effet son nom des *Pelmatozoa* (Leuckart) qui comprennent les *Cystidea*, les *Blastoidea*, les *Crinoidea*, les *Edrioasteroidea*, tous animaux fixés (au moins dans le jeune âge) et presque tous fossiles.

dont les titres au rôle qu'on lui fait jouer demeurent tout à fait contestables. La discordance entre les conditions d'existence des larves d'Échinodermes et leur dissymétrie, le fait que, d'abord symétriques, elles deviennent dissymétriques dans un milieu qui est lui-même parfaitement homogène, avertit cependant que cette dissymétrie est un phénomène éminemment patrogénique, rappel d'un genre de vie ancestral aujourd'hui disparu et sur lequel nous n'avons pas le choix. L'histoire des Ascidies composées nous montre comment ce genre de vie ancestral peut, par tachygénèse, être éliminé de l'ontogénie, et lève les difficultés qui ont empêché les embryologistes de lire dans l'ontogénie des Échinodermes l'histoire des changements qui se sont produits dans leurs genres de vie successifs et que cette ontogénie nous raconte pas à pas.

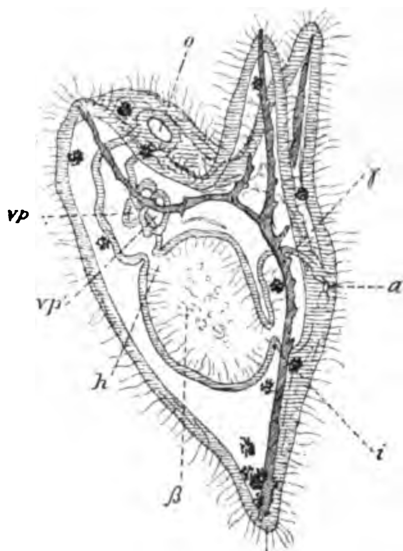


Fig. 78. — Larve *Pluteus* d'*Echinus miliaris*, âgée de 94 heures, vue de profil (d'après Selenka). — *o*, bouche ; *a*, anus (bouche de la gastrula) ; x, intestin antérieur ; β, intestin moyen ; γ, intestin terminal ; *vp*, entérocèle droite ; *vp'*, entérocèle gauche, qui se divise plus tard en hydrocèle et en sac péritonéal gauche ; *h*, orifice de communication entre l'intestin moyen et l'intestin antérieur ; *i*, orifice de communication entre l'intestin moyen et l'intestin terminal.

Il n'est même pas très difficile de comprendre comment les diverses formes de larves ont été tirées du Ver pentatroque primitif. Ce Ver était pélagique (1) : il est caractérisé par un

(1) H. Bury (*The Metamorphosis of Echinoderms* (Quart. Journ. of microsc. Science, n. s., vol. XXXVIII, 1895, p. 45-135, pl. III-IX) n'accepte pas les théories de ses prédécesseurs (Semon, Bütschli, Mac Bride) concernant la phylogénie des Échinodermes. Il n'admet pas davantage que ces animaux dérivent d'une forme fixée pelmatozoïque. Pour lui, l'ancêtre de l'embranchement, à symétrie bilatérale, était un être rampant, dont la bouche ventrale, située probablement au fond d'un atrium, était entourée de cinq tentacules. Mais d'où provenait cet être lui-même ?

développement de sa face dorsale, considérable par rapport à sa face ventrale ; la disproportion est encore assez faible chez les Étoiles de mer pour que la forme de la larve puisse être ramenée à celle de la lettre C (*Bipinnaria*, fig. 79), mais il se produit dans d'autres types une bosse dorsale tellement proéminente, que la larve qu'on désigne alors sous le nom de *Pluteus* prend chez les Oursins (fig. 78) et les Ophiures,

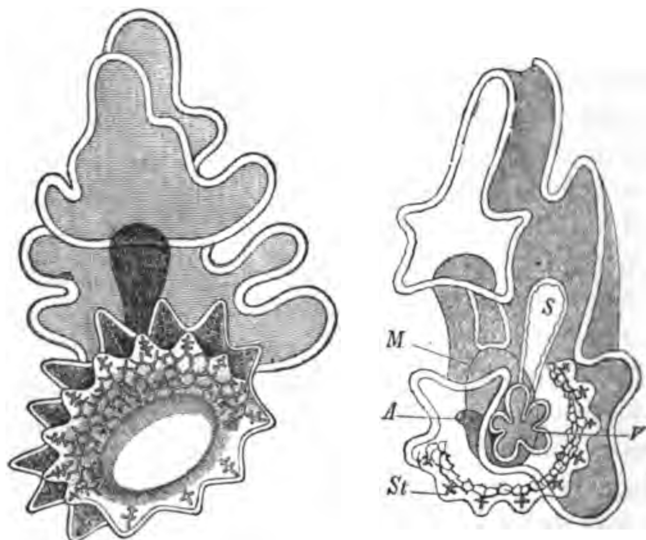


Fig. 79. — Larves *Bipinnaria* d'une Étoile de mer (d'après J. Müller). — A droite, larve jeune ; *M*, estomac ; *A*, anus ; *V*, rosette ambulacraire avec le canal cilié s'ouvrant dans le pore dorsal ; *S*, tube hydrophore ; *St*, première ébauche du squelette. — A gauche, larve plus âgée avec la partie marginale de l'Étoile de mer complètement fermée.

pourtant bien éloignés les uns des autres, la forme d'une pyramide dont le sommet correspond au pôle dorsal de l'animal ; une larve de cette forme, comme une larve recourbée en C, tombant au fond de l'eau se couche naturellement sur le côté. La chute est déterminée par le dépôt de calcaire dans les tissus qui est un autre caractère général des Échinodermes.

Quant au développement de la face dorsale, on pourrait déjà l'expliquer par la tendance qu'ont tant d'Arthropodes et de Vers à se courber en arc, mais l'animal étant pélagique, il est peut-être plus naturel de supposer qu'il nageait le

dos en bas, comme le font encore tant d'animaux, les larves de Mollusques, les Mollusques ptéropodes, et fréquemment certains Vers pélagiques à l'état de maturité sexuelle (*Néréidiens*, *Syllidiens*, etc.). Ce mode de locomotion affecte à ce point certaines de ces formes sexuelles que de leurs yeux si développés, deux sont reportés sur la face ventrale et prennent une taille plus considérable que les yeux dorsaux (1). Ce serait dès lors la pesanteur, agissant sur un animal dont les moyens de locomotion sont encore assez puissants pour le maintenir à fleur d'eau, qui aurait déterminé la gibbosité dorsale. L'animal tombé au fond, chacun de ses segments aurait bourgeonné latéralement, et ainsi se serait produit un animal à cinq rayons voisin des Étoiles de mer, d'où il est facile de faire dériver tous les autres types. Chez les Crinoïdes et les autres Échinodermes fixés, la fixation au sol par l'extrémité antérieure de la larve ne saurait entraîner aucune dissymétrie de celle-ci ; cette dissymétrie était déjà réalisée au moment de la fixation et la fixation, postérieure à la réalisation du type échinoderme, n'a fait que compliquer la *métamorphose pleurothétique* d'une *métamorphose rotative*, commune à tous les animaux fixés. Bien que cette *théorie des Échinodermes* ne rentre qu'en partie dans notre sujet, nous avons tenu à en donner, à titre d'exemple, les traits principaux, afin de montrer combien sont précises les inductions qu'impose une application rigoureuse des principes, combien sont simples les causes auxquelles l'application de ces principes permet d'attribuer la réalisation des formes qui semblent les plus difficiles à expliquer. Sans doute, nous ne pouvons pas vérifier directement ces inductions généalogiques et, par là, ce travail de reconstitution du passé peut paraître « puéril » à certains esprits. Mais si ce travail s'appuie uniquement sur des faits et des principes incontestés, si, répété sur

(1) Ch. Gravier, *Contribution à l'étude des Annélides polychètes de la mer Rouge*, 1re partie. (Nouv. Arch. du Mus., 4e série, t. II, fasc. II, 1900, 6 pl., 185 fig. dans le texte. — *Sur une singulière forme hétéronéréidienne du golfe de Californie*, Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle, t. VII, 1901, p. 177-182, avec 10 figures dans le texte.)

les groupes zoologiques les plus variés, il nous conduit toujours à attribuer leur origine à des causes simples, naturelles, dont l'action est facilement intelligible, si les conséquences de nos inductions, à défaut de ces inductions elles-mêmes, se trouvent constamment vérifiées; si des dispositions organiques, des phénomènes embryogéniques, jusque-là incompréhensibles, se trouvent prévus et expliqués, un jour considérable est projeté sur l'origine des formes vivantes, la zoologie prend le caractère d'une science explicative et, tant au point de vue philosophique qu'au point de vue scientifique proprement dit, ce résultat est de ceux qu'on n'a pas le droit de négliger.

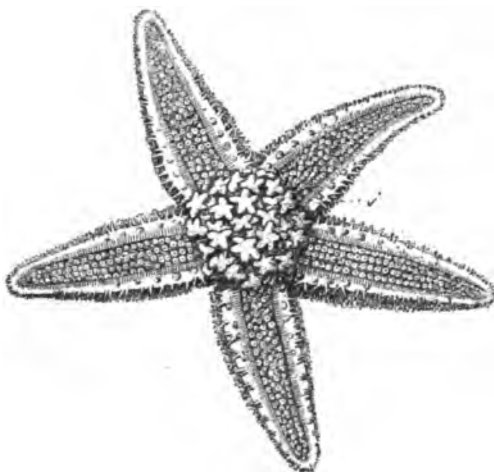


Fig. 80. — *Sporasterias spirabilis* Bell, vue par la face ventrale et montrant les jeunes fixés à la muqueuse stomacale de manière à masquer la bouche (grandeur naturelle).

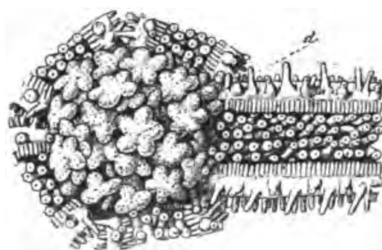


Fig. 81. — Couvée de *Sporasterias spirabilis* (grossie).

La tachygénèse intervient d'ailleurs d'une autre façon dans l'ontogénie des Échinodermes, lorsque ceux-ci attachent leurs œufs sous les pierres comme l'*Asterina gibbosa*, lorsqu'ils deviennent incubateurs, comme beaucoup d'Étoiles de mer [*Sporasterias spirabilis* (fig. 80, 81), Pterasteridæ, etc.], d'Oursins et d'Holothuries; les formes larvaires disparaissent et le développement est alors presque direct.

II. *Mollusques.* — Des phénomènes analogues à ceux qu'on observe dans le développement des Échinodermes se retrouvent dans celui des Mollusques gastéropodes. En même temps qu'un enroulement hélicoïdal de leur coquille, ces animaux présentent une dissymétrie profonde de la partie enroulée de leur corps; la torsion porte également sur la chaîne nerveuse viscérale, dont la moitié droite se rabat au-dessus de l'intestin, de manière que le connectif longitudinal qui lui correspond, en passant au-dessus de l'intestin, croise le connectif gauche demeuré au-dessous, mais dirigé obliquement, d'avant en arrière et de gauche à droite (fig. 82). On a longtemps constaté ces dispositions singulières, sans chercher à les expliquer; elles ne trouvent d'ailleurs leur raison d'être dans aucune nécessité actuelle. On est donc amené à chercher leur explication dans le passé des Mollusques. Si l'on suit pas à pas l'embryogénie de ces animaux en l'interprétant à la lumière de la loi de Serres, la reconstitution de ce passé s'impose en quelque sorte et tout devient clair dans l'histoire des Gastéropodes. Les faits sur lesquels cette reconstitution s'appuie sont les suivants :

1° Les plus anciens des Mollusques paraissent être les *Chitons* (1); leur organisation rappelle de très près celle

(1) La plupart des auteurs qui ont tenté une explication de l'asymétrie et de l'enroulement des Gastéropodes, notamment J. W. Spengel (*), O. Bütschli (**) l'admettent. Paul Fischer et E. L. Bouvier (***) reconnaissent avec les auteurs précédents que la forme ancestrale unique des Mollusques était symétrique et dibranchiale, mais qu'elle aurait donné naissance d'une part aux Amphineures qui auraient évolué séparément en conservant la symétrie originelle et, d'autre part, aux autres groupes du même embranchement. Dans un très récent mémoire que E. L. Bouvier et H. Fischer (****) ont

(*) J. W. Spengel, *Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken* (Zeitsch. für wissensch. Zool., Bd XXXV, 1881, p. 333-383, 2 fig., 3 pl.).

(**) O. Bütschli, *Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, spec. der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten* (Morphol. Jahrb., Bd XII, 1886, p. 202-222, pl. XI, 12 fig.).

(***) P. Fischer et E. L. Bouvier, *Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves* (Journ. de Conchyologie. Paris, t. XXXII, 1892, p. 117-207, pl. I-III).

(****) E. L. Bouvier et H. Fischer, *L'organisation et les affinités des Gastéropodes primitifs d'après l'étude anatomique du Pleurotomaria Beyrichii* (Journ. de Conchyliologie, t. L, p. 117-272, 6 pl., fig. dans le texte 1902).

des Vers annelés; les Gastéropodes qui les suivent (*Pleurotomaria*, *Fissurella*, *Haliotis*) n'en diffèrent essentiellement

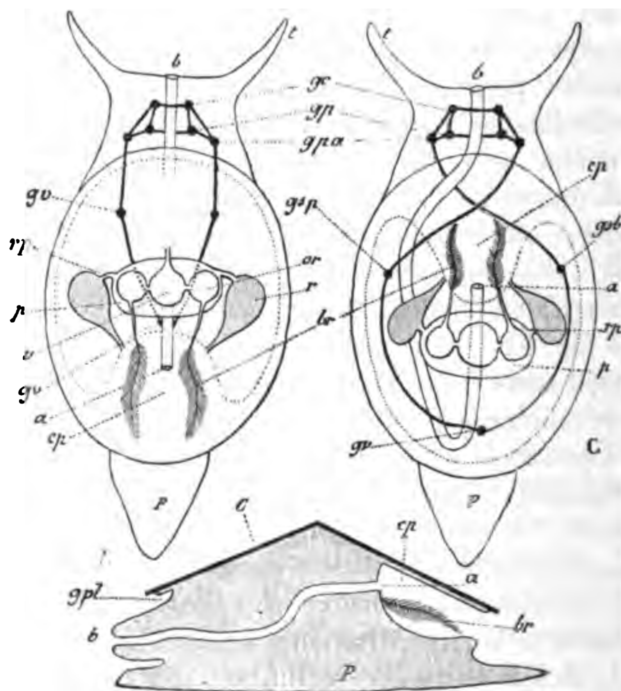


Fig. 82. — Schéma de la disposition des organes principaux chez un Gastéropode ancestral hypothétique (A, B) et chez un Prosobranche diotocarde homonéphridé primitif (C). — *C*, coquille; *t*, tentacules; *P*, pied; *gpl*, gouttière palléale; *cp*, cavité palléale; *br*, branchie; *b*, bouche; *a*, anus; *p*, péricarde; *v*, ventricule; *or*, oreillette; *r*, rein; *rp*, canal réno-péricardique; *gc*, ganglions cérébroïdes; *gp*, ganglions pédieux; *gpa*, ganglions pleuraux; *gv*, ganglions viscéraux; *gsp*, ganglion superintestinal; *gsb*, ganglion subintestinal. Le cône formé par la coquille est ici représenté très aplati, mais il devait être, au contraire, primitivement très long; sans cela, les phénomènes de rotation inverse seraient inutiles (d'après Lang, complété par Rémy Perrier).

que par l'apparition d'une véritable hernie dorsale des viscères, hernie qui s'enroule en hélice;

2° Toutes les larves actuelles des Mollusques sont nageuses;

tout récemment publié, ces auteurs admettent que la forme primitive des Mollusques « est, comme l'avait déjà indiqué l'un de nous au Congrès zoologique de Berlin en août 1901, une forme chitonidienne, avec une sole pédieuse aussi large que le corps » ; elle possède plusieurs branchies et présente un anus « médian et postérieur. Les Chitonidés restent à ce stade. »

3° Toutes nagent avec le dos tourné vers le sol;

4° Tous les Mollusques pélagiques nagent encore de cette façon (Hétéropodes, Ptéropodes);

5° Un grand nombre de Mollusques primitifs avaient une coquille conique et droite (*Tentaculites*, *Orthoceras*, etc.);

6° Les Mollusques anciens étaient très souvent symétriques par rapport à un plan (*Bellerophon*, NAUTILIDÆ, etc.) et enroulés non en hélice, mais en spirale;

7° L'enroulement des NAUTILIDÆ s'effectue *à l'opposé de la direction des branchies, comme s'il s'agissait de les dégager*, c'est-à-dire que l'extrémité de la partie enroulée est tournée en avant;

8° L'enroulement primitif des larves de Fissurelles s'effectue dans le même sens que celui des NAUTILIDÆ; il est suivi d'une torsion de la base de la partie enroulée, ce qui conduit à une asymétrie très précoce dans le développement de cette coquille spiralée à l'origine (1);

9° En général, dans le développement des Gastéropodes, la phase d'enroulement spiral antérieur paraît sautée; elle est en réalité combinée avec la phase de torsion latérale, de manière que les deux se confondent.

Si l'on ne tient compte que de l'état actuel des Mollusques gastéropodes, ces phénomènes d'enroulement et de torsion sont inintelligibles; si l'on cherche à grouper les faits que nous venons de rappeler en les coordonnant à l'aide de notions générales que nous fournissent la paléontologie, on arrive à se représenter le Mollusque qui fait suite aux CHITONIDÆ comme présentant un cône dorsal, droit, vertical (*Tentaculites*, *Conularia*, *Orthoceras*, etc.), et plongeant dans le liquide ambiant, la pointe en bas. Un semblable cône ne pouvait effectivement pousser en sens inverse de l'action de la pesanteur; pour un animal flottant, il n'était qu'un faible embarras; il devait au contraire fortement gêner la respi-

(1) L. Boutan, *Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle*, (Arch. de zool. expérim. et gén., 2e série, t. III *bis*, 1885, 4e mém., 173 p., pl. XXXI-XLIV).

ration chez un animal nageur à branchies postérieures, tels que le sont les Nautiles et tous les Mollusques céphalopodes. L'animal en a atténué les inconvénients en l'inclinant à l'opposé des branchies pour les dégager, ce qui a dû être le point de départ de l'enroulement en spirale. Tout s'est borné là chez les Mollusques nageurs, même chez les Gastéropodes tels que les *Bellerophon* qui paraissent avoir été des Gastéropodes diotocardes, nageurs, encore symétriques, précurseurs des Fissurelles et des Pleurotomaires et non pas, comme on l'écrit souvent, des Ptéropodes, ce

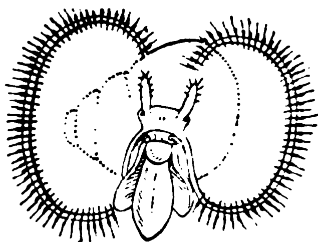


Fig. 83. — Larve de *Rissoia*, dont le voile est encore très développé, malgré les dimensions déjà atteintes par le pied muni d'un épipodium (d'après Lovén).

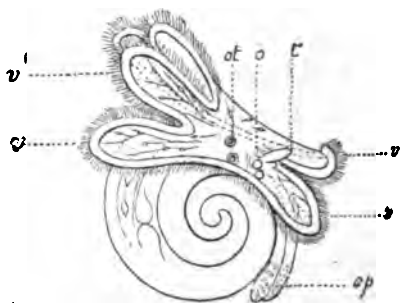


Fig. 84. — Larve d'*Atlanta*. — *v*, *v'*, voile quadrilobé ; *op*, lobe operculigère du pied; *t*, tentacules ; *o*, œil; *ot*, otocyste (d'après Gegenbaur).

qui est impossible, les Ptéropodes n'étant que des Opisthobranches, c'est-à-dire des Gastéropodes récents, adaptés à la natation. Les Bellérophons avaient sans doute quelque ressemblance avec les larves actuelles de Gastéropodes (fig. 83, 84, 85); ces dernières passent, à un certain moment, de la vie pélagique à la vie rampante ; il est bien vraisemblable qu'il en a été de même du Gastéropode ancestral ; si l'on considère l'organisation des larves des Gastéropodes, la marche de leur développement, l'anatomie comparée d'une part, la loi fondamentale de l'embryogénie d'autre part, les conclusions qui s'imposent sont les suivantes :

1° Les ancêtres des Mollusques étaient des Vers annelés,

dont les *Chitons* (fig. 86) sont les plus proches parents et qui étaient caractérisés par la réunion, dans la région postérieure du corps, des centres d'impulsion de l'appareil circulatoire et des réservoirs de l'appareil rénal ;

2° Les précurseurs des Mollusques étaient rampants ; ils ont eu pour successeurs, comme l'indiquent les caractères constants des diverses larves, des formes aptes à se maintenir le dos en bas, près

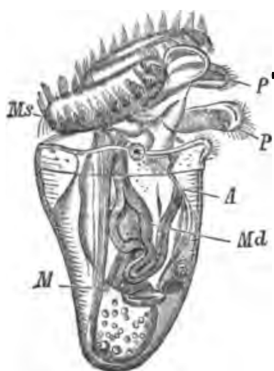


Fig. 85. — Larve de *Cavolinia tridentata*. — *Ms*, voile buccal ; *P*, pied ; *P'*, parapodies ou nageoires ; *A*, anus ; *Md*, estomac ; *M*, muscle rétracteur (d'après H. Fol).

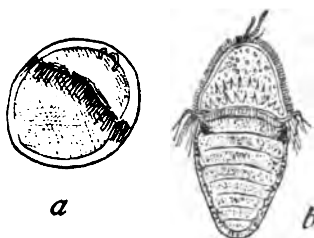


Fig. 86. — *a*, trochosphère de *Chiton cinereus*, avant l'éclosion. — *b*, embryon plus âgé, dont la face dorsale est déjà divisée en segments correspondant aux céraines (d'après Lovén).

de la surface de l'eau. *L'action de la pesanteur a déterminé, dans ces conditions, la formation d'une hernie dorsale du tube digestif*, refoulant les téguments. Cette hernie est d'une trop grande constance pour n'avoir pas un caractère héréditaire ;

3° Chez les Mollusques rampants, le cône dorsal, constamment refoulé en arrière, devait, même enroulé en spirale en avant, masquer l'orifice branchial pendant la locomotion : l'animal a dû faire tous ses efforts pour ramener cet orifice vers sa région antérieure ; de là, la torsion de la base du cône (fig. 87) démontrée par la disposition du système nerveux, l'enroulement en hélice à sommet postérieur et l'avortement de la moitié des viscères (1).

Toutes ces conclusions résultent de l'application rigou-

(1) A. Lang (*Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gasteropoden* (Vierteljähr. Naturforsch. Gesellsch. Zürich, 36 Jahrg, 1891, 33 p., 22 fig.)

reuse de principes universellement reconnus. Grâce à cette application, le Mollusque se trouve expliqué par deux changements successifs dans le mode de locomotion. l'action de la pesanteur, la recherche par l'animal d'une attitude lui permettant de concilier son bien-être avec la présence d'une partie de son corps produite lorsqu'il faisait usage d'un mode de locomotion graduellement abandonné, partie qui s'est elle-même peu à peu modifiée, à mesure que le mode nouveau de locomotion devenait plus constant. Ces causes

s'est appliqué à démontrer que la cause de l'asymétrie des Gastéropodes doit être recherchée dans la transformation de leur pied en un vaste organe de reptation, et dans le recouvrement contemporain du corps par une coquille.

E. Korschelt et K. Heider (*Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere*. Iéna, 1893) font remarquer que l'asymétrie normale des Gastéropodes cède la place à une quasi-symétrie chez les formes adaptées à une vie nageuse libre, comme les Ptéropodes. Certaines formes rampantes (*Onchidium*, *Limacidæ*, *Nudibranches*) peuvent également récupérer, en grande partie, la symétrie primitive; chez ces animaux, la coquille est absente ou rudimentaire, ce qui, d'après ces auteurs, mettrait en évidence le rôle important joué par cet organe dans les processus de torsion chez les Gastéropodes. En vérité, ces animaux redeviennent symétriques parce que leur hernie dorsale avorte et que c'est essentiellement la partie dissymétrique du corps.

A. Amaudrut (*La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques Gastéropodes*. Ann. des Sc. nat., Zool., 8e série, t. VII, 1898, p. 1-288, 66 fig., pl. I-X) remarque avec P. Pelseneer (*Recherches sur les Opisthobranches*, Mém. cour. de l'Acad. roy. de Belgique, t. LIII, 1894, 157 p., 6 fig., 25 pl.) que les théories de Spengel et de Bütschli ne sont pas d'accord avec les données embryogéniques. Il fait observer en outre que la partie antérieure du tube digestif des Gastéropodes présente toujours une torsion de 180°; pour lui, le stade Prosobranche aurait été réalisé, à partir de la forme ancestrale symétrique, par deux mouvements bien distincts: 1° flexion ventrale d'arrière en avant, qui fait prendre au tube digestif la forme d'un **U**; 2° torsion de la branche supérieure de l'**U**, c'est-à-dire de la région qui correspond actuellement à la cavité antérieure du corps. C'est le besoin de respirer (E. Perrier, *Traité de zoologie*, 1897) qui provoquerait chez l'animal l'effort nécessaire pour dégager l'anus et les branchies de la position défavorable dans laquelle les place le développement de la région postérieure du pied. Par accélération embryogénique, les deux phases du phénomène (flexion ventrale et torsion latérale) auraient empiété l'une sur l'autre. L'accélération de croissance du côté gauche du corps est la conséquence de la torsion au lieu d'en être la cause, contrairement à l'hypothèse de Bütschli; la chute de la coquille serait aussi la conséquence et non la cause (théorie de Lang) de la torsion.

H. Simroth (*Ueber die mögliche oder wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden*, Biol. Centralbl., Bd XVIII, 1898, p. 54-63, 695-696) attribue la torsion asymétrique des Gastéropodes à l'existence chez les plus anciens de ces animaux d'un organe copulateur asymétrique (!).

de modification sont simples, naturelles, de l'ordre de celles que l'observation de ce qui se passe sous nos yeux permet d'invoquer seules, si l'on ne veut pas se lancer dans le mystère des forces moléculaires et des causes occultes. Le seul obstacle à ce que tous les naturalistes s'y rallient, c'est que l'embryogénie ne répète pas une à une toutes les phases de l'évolution hypothétique, que la corrélation entre les phases subsistantes et les conditions qui les ont produites n'est plus actuellement évidente et que le Gastéropode monotocarde est réalisé d'emblée avec toutes ses dissymétries. Mais c'est là l'essence même de la tachygénèse et c'est elle, on ne saurait trop le répéter, qui enlève toute valeur aux objections que l'on oppose, au nom de l'embryogénie, aux conclusions formelles de l'anatomie comparée. Il est à noter d'ailleurs que les Dentales ont une larve plus vermiforme encore (fig. 88) que celle des Oscabrions; que la trochosphère est manifestement la forme initiale des larves des Mollusques; que les Pulmonés ont des néphridies transitoires morphologiquement placées en avant des néphridies définitives, comme les Vers annelés et que

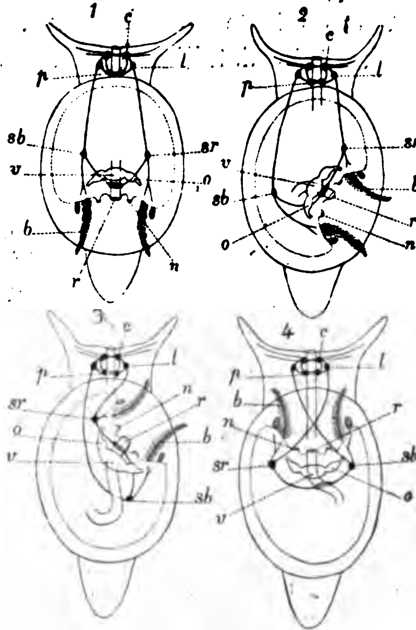


Fig. 87. — Figures schématiques montrant les phases successives du mouvement de torsion inverse (mouvement en sens opposé à celui des aiguilles d'une montre) qui a amené la chiastoneurie chez les Prosobranches. — *c*, ganglions cérébroïdes; *l*, ganglions pleuraux; *p*, ganglions pédieux; *sb*, ganglion branchial primitivement gauche arrivant à être subintestinal; *sr*, ganglion branchial primitivement droit arrivant à être supra-intestinal; *b*, branchies accompagnées chacune d'une osphradie qui arrive à changer leur position; *o*, oreillette; *v*, ventricule; *r*, rectum (d'après Lang).

tous ces traits peuvent être considérés comme autant de persistances d'un mode de développement patrogénique que la tachygénèse a ensuite modifié.

A ce point de vue d'ailleurs, une embryogénie comparative et très détaillée des Gastéropodes diotocardes, des

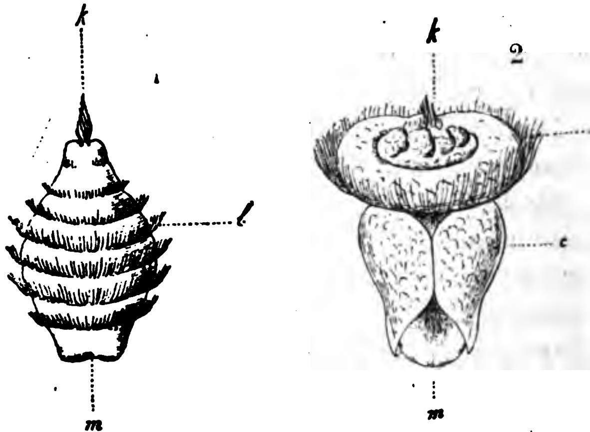


Fig. 88. — 1. Embryon polytroque de *Dentalium tarentinum*; *k*, touffe antérieure de cils; *l*, les six ceintures ciliées; *m*, invagination préconchylienne. — 2. Larve véligère de *Dentalium tarentinum*; les ceintures ciliées se sont rapprochées et confondues en un disque cilié, le voile *l*; *c*, coquille; *m*, orifice postérieur du manteau (d'après Lacaze-Duthiers).

Ténioglosses les plus anciens et des Lamellibranches primitifs (Solénomyes, Nucules, Arches), serait sans doute fort instructive.

La tachygénèse cause de changement dans le genre de vie des animaux. — Si la tachygénèse établit, dans certains cas, une discordance entre les caractères d'un animal et le genre de vie qui les a déterminés chez ses ancêtres, elle est capable aussi de forcer certains animaux à changer de genre de vie ; c'est à elle, en effet, que l'on doit, sans aucun doute, le groupe si intéressant des Tuniciers pélagiques. Quand l'accélération embryogénique est poussée assez loin pour que les caractères extérieurs de la larve, encore conservés chez les Ascidies composées, cessent d'être réalisés, l'Ascidie, à son éclosion, peut avoir dépassé la

phase où elle possède des organes de fixation ; c'est ce qui arrive déjà à certaines Molgules qui se développent directement sans passer par la phase de têtard, et à propos desquelles A. Giard (1) a écrit pour la première fois les mots alors suffisants d'*embryogénie condensée*. La Molgule se développe au fond de l'eau ; mais des Tuniciers de plus faible poids, relativement à l'eau ambiante, gagneront la surface de la mer et mèneront dès lors une existence pélagique ; c'est le cas des Pyrosomes, des DOLIOLIDÆ et des Salpes. Tout dans l'organisation de ces animaux, dans leur embryogénie surtout (comparer les deux embryons de la figure 90), affirme leur parenté avec les Ascidies, dont les caractères sont incontestablement dus à l'immobilité à laquelle leur fixation au sol les a condamnées.

Les Pyrosomes sont encore de vraies Ascidies; les *Doliolums* s'en éloignent un peu plus, mais leur larve qui a conservé la queue du têtard (fig. 89), indique clairement leur parenté; et ces animaux ne sauraient être séparés des Salpes. Il est donc bien clair que ces organismes sont des Tuniciers primitivement fixés, revenus à la vie pélagique. Il est même possible d'affirmer, d'après leur mode de bourgeonnement, qu'ils proviennent d'Ascidies composées voisines des DIDEMNIDÆ (fig. 90), des DISTOMIDÆ et des POLYCLINIDÆ. Les Appendiculaires sont vraisemblablement, au contraire, des larves permanentes, légèrement modifiées d'Ascidies simples.

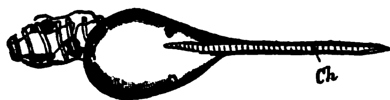


Fig. 89. — Larve de *Doliolum*. — *a*, vésicule exodermique faisant suite au corps proprement dit; *Ch*, corde qui soutient la queue (d'après Grobben).

Cependant, en l'absence d'une notion qui permît de comprendre comment des animaux pélagiques avaient pu dériver d'animaux fixés, en présence de cette idée préconçue que les animaux primitifs étaient tous pélagiques, ce qui est d'ailleurs absolument inexact, on a été conduit

(1) A. Giard, *Sur la structure de l'appendice caudal de certaines larves d'Ascidies* (C. R. de l'Acad. des Sc., t. LXXVIII, 1874, p. 1860).

à considérer les Appendiculaires comme les formes primitives des Tuniciers (1), à leur donner pour descendants successivement les Doliolums, les Salpes, les Pyrosomes, les Ascidies composées et enfin les Ascidies simples.

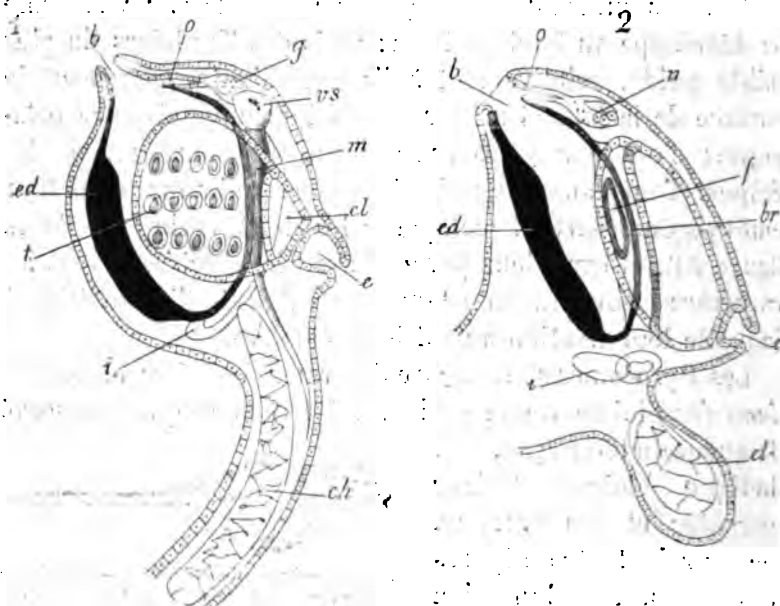


Fig. 90. — Figures comparatives établissant l'analogie de développement des Salpes et des Didemniens. — 1. Schéma d'une larve de Didemnien. — 2. Schéma d'un jeune oozoïde de Salpe. — Dans les deux figures la position des deux orifices a été un peu modifiée de manière à rendre la comparaison plus frappante; le trait noir indique les parties d'origine entodermique; le double trait, les parties d'origine exodermique. — *b*, bouche; *o*, orifice de la glande hyponeurale; *n*, ganglion nerveux; *f*, fentes branchiales de la Salpe qui envahissent toute la paroi branchiale et la font disparaître, sauf l'endostyle et le tube épibranchial, mais correspondent aux trémas *t* de la branchie *br* de l'Ascidie; *cl*, cavité cloacale; *e*, orifice efférent; *el*, éléoblaste de la Salpe correspondant à la queue *ch* de l'Ascidie; *i*, intestin; *vs*, vésicule sensorielle; *m*, moelle; *ed*, endostyle (d'après Salensky).

C'est un renversement complet de l'arbre généalogique des Tuniciers, dont les modifications deviennent alors inintelligibles, tandis que dans l'hypothèse inverse tout est clair, pré-

(1) C'est surtout W. K. Brooks, dans sa remarquable monographie des Salpes, qui a exposé en détail la généalogie des Tuniciers en prenant comme point de départ les Appendiculaires (*The Genus Salpa, a Monographie, with a supplementary paper by Maynard M. Metkal.* Mem. of the biol. Labor., J. Hopk. University, II, 1893, 396 p., 28 fig., 57 pl.).

cis et facile à expliquer par les considérations les plus simples.

Les récentes études de l'un de nous [Gravier (1)] sur les Cérianthaires donnent un exemple frappant de ces adaptations paradoxales, en apparence d'animaux sédentaires à la vie pélagique. Les Cérianthes habitent normalement un tube muqueux sécrété par l'animal, bourré de nématocystes et épaissi par des éléments étrangers empruntés aux fonds boueux dans lesquels il est enfoncé. Mais, les larves de ces animaux sont toutes pélagiques; par tachygénèse, les larves de certaines espèces deviennent adultes sans abandonner ce genre de vie et il se constitue ainsi des espèces pélagiques de Cérianthes.

La tachygénèse et les métamorphoses des Insectes. — Les trois phases si nettement séparées du développement de la plupart des Insectes ont, depuis longtemps, frappé les observateurs, et sont souvent regardées comme caractéristiques de ces Arthropodes. Ces mêmes phénomènes se retrouvent cependant chez d'autres animaux bien différents, à tous égards, des Insectes. Ainsi, L. Roule (2) a montré que chez les Phoronis, sédentaires et tubicoles à l'état adulte, la singulière larve actinotroque subit, pendant sa métamorphose, une véritable nymphose avec histolyse et histogénèse (3); c'est une transformation de même ordre que celles des Insectes. Entre l'Actinotroque pélagique, la pupe à laquelle elle donne lieu et le Phoronis fixé, il y a presque autant de différence qu'entre le Ver blanc, la nymphe et l'état parfait chez le Hanneton, par exemple.

L'évolution des Bryozoaires offre également des faits comparables à ceux dont il vient d'être question.

(1) Ch. Gravier, *Sur un Cérianthaire pélagique adulte* (Comptes rendus de l'Acad. des Sciences, 1902, séance du 13 octobre).

(2) L. Roule, *Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens* (Ann. des Sc. nat., Zool., 8e série, t. XI, 1900, p. 51-249, pl. II-XVI).

(3) C. Vaney et A. Conte, *Sur des phénomènes d'histolyse et d'histogénèse accompagnant le développement des Trématodes endoparasites de Mollusques terrestres* (Comptes rendus de l'Acad. des Sciences, 29 avril 1901) ont signalé chez certaines Cercaires des phénomènes d'histolyse et d'histogénèse rappelant ceux que l'on observe chez les Insectes.

Toute l'histoire si intéressante de la vie des Insectes tourne autour de cette notion que ces animaux ont subi, au cours des temps, une abréviation considérable de la durée de leur vie. A l'heure actuelle, de l'éclosion jusqu'à la ponte, la plupart d'entre eux ne vivent pas plus d'une année; beaucoup d'Hyménoptères et de Diptères ont même une existence limitée à quelques semaines et cette existence est divisée en deux périodes inégales : dans la première où l'alimentation est intensive, l'animal est dit à l'état de *larve*; dans la seconde, où la fonction de reproduction domine, parfois à l'exclusion de la fonction d'alimentation (Éphémérides, Phryganides, Hémérobides, Tinéides, Bombycides, Moustiques mâles, etc.), l'Insecte est dit *Insecte parfait*. Entre les deux, se place une phase de transition souvent très courte, sans importance morphologique, la *période nymphale* au cours de laquelle se prépare la transformation de la larve en insecte parfait. Chez les Eunévroptères, Coléoptères, Hyménoptères, Lépidoptères, Diptères, une quinzaine de jours suffisent à cette opération. Pour la plupart des Entomologistes, l'existence larvaire, affectée d'ailleurs par de nombreuses adaptations parasitaires, compte peu; elle est considérée comme une sorte de continuation de la période embryonnaire qui tend sans cesse vers la réalisation de l'organisme véritablement important, pour lequel, en raison même de cette conception, on a choisi le nom d'*Insecte parfait*. C'est cependant la vie larvaire qui, chez les Insectes, est de beaucoup la plus longue. Elle paraît durer dix-sept ans chez la *Cicada septemdecim* d'Amérique, dont la vie reproductrice dure à peine une saison (fig. 91); elle atteint trois ans chez un assez grand nombre de gros Insectes de nos pays (*Lucanus cervus*, *Cerambyx heros*, etc.). Au contraire, l'état parfait peut ne durer que quelques heures chez beaucoup de Phryganides, Éphémérides, etc., et sa durée ne dépasse une saison que dans des cas tout à fait exceptionnels. Il y a donc lieu de se demander si ce prétendu *état parfait* correspond à l'état normal des autres animaux ou s'il n'est pas l'équivalent de l'état de

« surdéveloppement » qu'on observe à l'époque de la reproduction chez un grand nombre d'animaux et qui ne dure que pendant cette période : cet état a été désigné chez les Vers annelés où il est assez commun (Syllidiens, Hésioniens, Néréidiens,

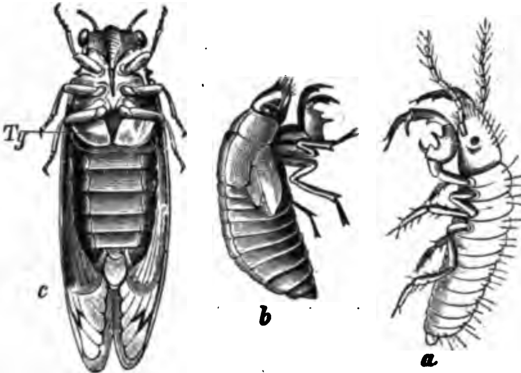


Fig. 91. — *Cicada septemdecim.* — *a*, larve à longues antennes et à pattes propres à couper et à fouir; *b*, nymphe; *c*, adulte mâle dont on voit en *Ty* l'appareil musical (d'après Packard).

Phyllodociens, Euniciens, Glycériens, Cirratuliens, etc.) sous le nom d'*épigamie* ou d'*épitoquie* (1) ; il se retrouve chez les Lombriciens et les Sangsues; on l'observe chez le Triton à crête, parmi les Batraciens ; il constitue la *robe de noces* de divers Poissons (Lamproies, Épinoches, Macropodes, etc.) et d'un assez grand nombre d'Oiseaux. Dans ce cas, l'abréviation de la vie porterait uniquement ou principalement sur la période de la vie de l'Insecte qui suit la première reproduction, et les formes larvaires agiles seraient les véritables formes normales de ces animaux.

L'*état parfait* des Insectes est, en effet, caractérisé, comme

(1) Il est à noter que l'apparition de ces caractères épitoques ou épigames marque chez la plupart des Vers annelés, et peut-être même chez tous, la fin de la vie. Elle coïncide, en effet, ou peu s'en faut, avec la maturité sexuelle; les éléments reproducteurs remplissent alors la cavité générale. Le tube digestif se réduit à un tel point qu'il peut devenir à peine discernable dans les coupes et n'est plus fonctionnel ; la musculature longitudinale disparaît presque complètement. L'animal, qui ne peut plus désormais se nourrir, n'est plus qu'un sac à ovules ou à spermatozoïdes dont l'évacuation est le terme de la vie. Ces faits sont à rapprocher de ceux qu'on observe chez les Insectes dont l'existence à l'état parfait est de courte durée.

tous ceux que nous venons de rappeler, par le développement que prennent les organes sensitifs, les appendices locomoteurs, les appareils accessoires d'ornementation et surtout par un éclat exceptionnel du coloris, le tout coïncidant avec le développement des glandes génitales. Cet état transitoire chez les Vertébrés ne paraîtrait définitif chez les Insectes que parce que ces derniers ne se reproduisent, en général, qu'une seule fois et meurent aussitôt après. En diminuant l'importance de l'*état parfait*, cette conception atténuerait par cela même l'importance au point de vue de la Zoologie générale des phénomènes qui s'accomplissent durant la période nymphale ; elle ne la supprimerait pas. Les Insectes présentent d'ailleurs dans leur histoire des faits qui montrent d'une manière non équivoque que leur état parfait a été autrefois de plus longue durée ; on ne pourrait s'expliquer sans cela ni la variété de coloris des ailes des Papillons, ni son développement général si bien étudié dans ce recueil même par M[lle] la comtesse de Linden (1), ni les adaptations si nombreuses et si précises de leurs organes buccaux et de leur armure génitale, ni surtout les instincts merveilleux dont beaucoup de femelles font preuve. Il semble donc que l'Insecte parfait soit le résultat d'une lente évolution dont le type le plus primitif quoique déjà très modifié nous serait offert par le développement des Éphémérides et qui se serait graduellement accélérée. Le raccourcissement aurait porté sur les deux périodes extrêmes de la vie de l'animal, mais principalement sur la dernière. Cette abréviation n'a pu être réalisée que par l'effet de la tachygénèse qui a exercé son action d'une manière quelconque pendant tout le temps que les saisons sont demeurées mal définies diminuant aussi bien la durée de la période larvaire que celle de l'état adulte.

(1) Comtesse Marie von Linden, *Le dessin des ailes des Lépidoptères. Recherches sur son évolution dans l'ontogénèse et la phylogénèse des espèces, son origine et sa valeur systématique* (Ann. des Sc. natur., Zool., 8e série, t. XIV, 1901, p. 1-144, 13 pl.). — Id., *Morphologische und physiologische Ursachen der Flügelzeichnung und Färbung der Insekten, mit besonderer Berücksichtigung der Schmetterlinge* (Verhandl. des V. Intern. Zool. Congr., 1901, p. 831-839).

L'intervention des saisons a eu pour effet de faire disparaître tous les Insectes dont les larves n'étaient pas assez abritées pour passer plusieurs hivers sans être incommodées par le froid ou la pluie, tous ceux qui, à l'état parfait, n'avaient pas trouvé moyen de se mettre à l'abri, comme les Termites, les Abeilles ou les Fourmis, et surtout enfin tous ceux chez qui la tachygénèse n'avait pas été assez intense pour leur permettre d'éclore, d'accomplir toute leur croissance et d'arriver à l'état adulte dans l'espace d'une année. L'hiver les a empêchés de survivre à la première reproduction.

C'est ainsi que la durée de l'état parfait s'est trouvée limitée à une seule période génitale, que la croissance de l'Insecte a été close au moment où a été acquis cet état et que la mue à la suite de laquelle il a été réalisé s'est trouvée être la dernière. La tachygénèse n'aurait sans doute pas produit ce résultat à elle seule; elle s'est bornée à faire tenir en une saison le temps mis par l'Insecte à arriver à sa première reproduction; c'est l'hiver qui a supprimé l'Insecte après l'accouplement et la ponte.

La localisation si frappante de la période de transformation entre la dernière et l'avant-dernière mue a été, au contraire, graduellement réalisée. Cette localisation n'existe, en effet, ni chez les Thysanoures, ni chez les Pédiculides, ni chez les Éphémérides (fig. 92); chez les autres Insectes à métamorphoses incomplètes, les fourreaux des ailes n'apparaissent qu'à l'avant-dernière mue, mais les organes génitaux ont déjà atteint des degrés variables de développement (1); de sorte que c'est seulement chez les Insectes à métamorphoses complètes que l'on peut considérer la localisation comme réalisée. Il y a là, dans l'évolution des organes génitaux, un retard éminemment favorable à la croissance rapide de la larve, qui peut être considéré comme un des

(1) L. Will, *Entwickelungsgeschichte der viviparen Aphiden* (Zool. Jahrb., Morphol. Abth., Bd III, 1888, p. 201-286, pl. VI-X). — R. Heymons, *Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica* L. (Zeitsch. für wissensch. Zool., Bd. LIII, 1891, p. 434-536, pl. XVIII-XX).

mécanismes généraux grâce auxquels la tachygénèse est réalisée. Au lieu de se disputer les aliments et de croître péniblement et lentement tous ensemble, les éléments somatiques se nourrissent d'abord sans concurrence et évoluent

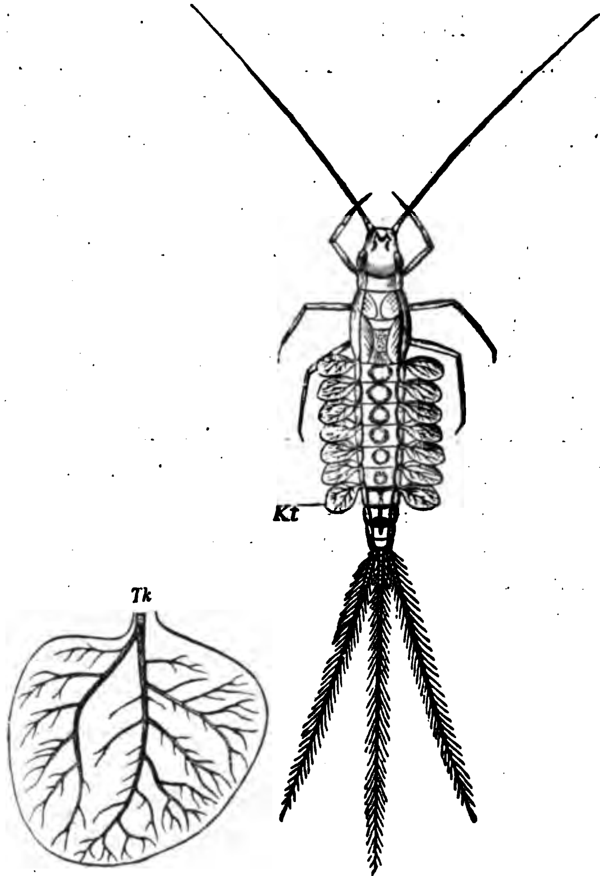


Fig. 92. — Larve de *Closopsis*, grossie, pour montrer les sept paires de lames branchiales, *Kt*. — *Tk*, l'une des lames branchiales, grossie et isolée.

rapidement, puis vient le tour des produits génitaux et des ébauches destinées à former les organes nouveaux, caractéristiques de l'Insecte mûr pour la génération, qui profitent des éléments larvaires et de leurs réserves pour se nourrir abondamment et également sans concurrence. Leur évolution

s'effectue aussi très rapidement, de sorte qu'il y a en définitive gain de temps sur l'ensemble de l'opération. Ce gain est d'autant plus important, que ce sont, en quelque sorte, les convives de la première table qui font les frais du repas de ceux de la seconde, et que le travail de l'alimentation extérieure qui devrait se faire pour tous les éléments, s'ils évoluaient ensemble avec la même activité, se réduit à pourvoir à la nutrition des éléments larvaires.

Chez tous les animaux pourvus d'un gros vitellus, le développement se produit de même en plusieurs étapes : les viscères d'abord, les membres ensuite ; le fait est particulièrement frappant chez les Batraciens qui naissent apodes.

La localisation, entre les deux dernières mues, des phénomènes de transformation n'est pas d'ailleurs si brusque qu'elle ne permette de suivre le mécanisme grâce auquel le maximum de vitesse dans la transformation est réalisé. Chez les Insectes à métamorphoses incomplètes, la destruction des éléments usés et leur remplacement s'effectuent graduellement et prennent seulement au moment des mues un surcroît d'activité. Chez les Insectes à métamorphoses complètes, on peut établir, en examinant les diverses parties du corps, toute une série de procédés de plus en plus rapides de transformation, suivant que les organes doivent être de plus en plus profondément modifiés.

Les cellules régénératrices des muscles de l'intestin moyen sont isolées et éparses entre les fibres de ces muscles; celles de l'épithélium interne se groupent déjà en nids entre la couche musculaire et l'épithélium lui-même. En avant du gésier, à la naissance du conduit excréteur des glandes salivaires, en arrière de l'orifice des tubes de Malpighi, les cellules de remplacement forment des anneaux qui régénéreront respectivement l'œsophage, les glandes salivaires, l'intestin postérieur; quatre plages cellulaires (deux ventrales, deux dorsales) se trouvent de même à la base des anneaux de l'abdomen. Dans le thorax et dans la tête, les cellules de remplacement se développent en formant de

petits sacs nommés *histoblastes* (Künckel) ou *disques imaginaux* (Weismann), en nombre constant pour chaque région (fig. 93, 94 et 95), soit aux dépens de l'hypoderme, soit sur la couche cellulaire des trachées, soit sur le névrilemme. Ces poches constituent de véritables organes dont la fonction est de reconstituer entièrement les parties dans la région où elles se développent. On passe ainsi graduellement des cellules

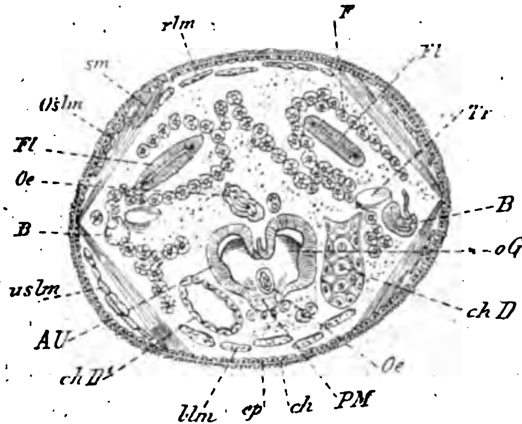


Fig. 93. — Coupe transversale d'une Mouche, au niveau du quatrième anneau. — *ch*, enveloppe chitineuse; *ep*, membrane cellulaire (épithélium); *blm*, muscles longitudinaux ventraux; *slm*, muscles longitudinaux latéraux; *rlm*, muscles longitudinaux dorsaux; *sm*, muscles sagittaux; *Oe*, œsophage; *F*, corps adipeux; *Tr*, troncs trachéens longitudinaux; *chD*, chD_1, intestin grêle; *oG*, ganglion sus-œsophagien (cerveau); *PM*, chaîne ventrale; *AU*, disques imaginaux des yeux; *B* et *Fl*, disques imaginaux des pattes et des ailes (d'après V. Graber).

éparses aux nids de cellules, de celles-ci aux plaques et aux anneaux de remplacement, et enfin de ces derniers aux poches histoblastiques, ou disques imaginaux résultant de la prolifération sur place de cellules exodermiques. Ces éléments de remplacement n'apparaissent pas seulement au moment où les éléments larvaires vont être détruits; ils se constituent bien avant, et l'on peut les disposer en série suivant la précocité de leur apparition jusqu'au moment où ils se montrent dès la période embryonnaire (*Musca*); l'action graduée et continue de la tachygénèse apparaît ici avec la plus entière évidence, et le mécanisme histologique

qui permet de la réaliser s'explique pour ainsi dire de lui-même par la rapidité croissante de la multiplication, en des points déterminés, des cellules de remplacement.

Cette multiplication est d'ailleurs favorisée par la suppression de la résistance que les éléments musculaires,

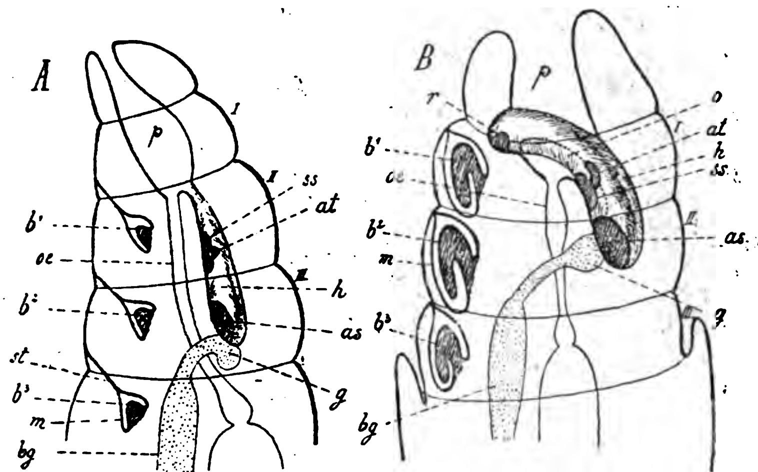


Fig. 94. — Représentation schématique de la place des disques imaginaux chez la larve (A) et la pupe (B) de *Musca*. (Les ébauches des ailes ne sont pas indiquées) *as*, œil ; *at*, ébauche de l'antenne ; b_1, b_2, b_3, ébauches des trois pattes thoraciques ; *bg*, chaîne nerveuse ventrale ; *g*, cerveau ; *h*, dépendance (?) du cerveau ; *m*, membrane enveloppant les appendices thoraciques ; *o*, orifice de communication du pharynx et de la cavité dépendant du cerveau ; *œ*, œsophage ; *p*, pharynx ; *r*, ébauche de la trompe ; *ss*, disque frontal ; *st*, pédicule d'attache de la membrane enveloppant les appendices des pattes à l'hypoderme ; I, II, III, premier, second et troisième segments thoraciques (d'après van Rees, in Korschelt et Heider, *Traité d'embryogénie comparée des Invertébrés*).

glandulaires et épithéliaux opposaient aux phagocytes lorsqu'ils étaient jeunes et actifs (1) ; les phagocytes, en général, se nourrissent de ces éléments usés, les font disparaître en se bourrant eux-mêmes de substances de réserve, deviennent inactifs et servent à leur tour à l'alimentation et à la multiplication des jeunes éléments des histoblastes quand ce ne sont pas ceux-ci qui se nourrissent directement des produits

(1) C'est-à-dire, sans doute, non encombrés de matériaux de déchet et riches en substances protoplasmiques actives.

de la dissolution de leurs prédécesseurs. Des recherches récentes ont d'ailleurs montré que dans certains cas, en particulier dans l'histolyse musculaire, chez les Batraciens comme chez les Insectes, l'intervention des phagocytes

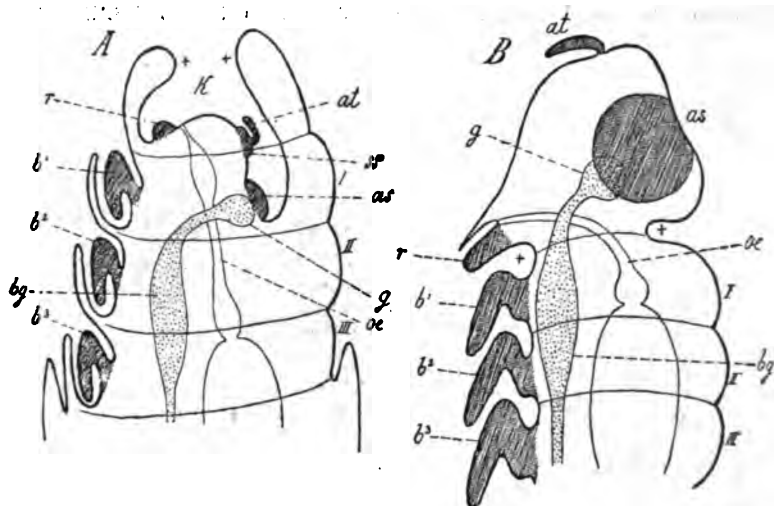


Fig. 95. — Schéma des transformations à l'intérieur de la pupe de *Musca*, avant l'éclosion. — *as*, yeux ; *at*, ébauche des antennes; b_1, b_2, b_3, rudiments des trois pattes thoraciques ; *bg*, chaîne nerveuse ventrale ; *g*, cerveau ; *k*, vésicule céphalique (provenant de la fusion du pharynx (?) et de la dépendance (?) du cerveau); *œ*, œsophage ; *r*, ébauche de la trompe; *ss*, disque frontal; I, II, III, premier, second et troisième segments thoraciques (d'après Kowalevsky et van Rees, in Korschelt et Heider, *Traité d'embryogénie comparée des Invertébrés*).

était plus limitée qu'on ne l'avait d'abord pensé [Bataillon, Pérez (1)].

L'abréviation tachygénétique de la période larvaire ou, tout au moins, de la partie de nutrition active de cette période, apparaît avec une particulière évidence dans le phé-

(1) E. Bataillon, *Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Amphibiens anoures* (Ann. de l'Université de Lyon, 1891, t. II, 123 p., 6 pl.). — *A propos du dernier travail de M. Metschnikoff sur l'atrophie des muscles pendant la métamorphose des Batraciens* (C. rendus de la Soc. de biol., 1892, p. 185-188). — *Quelques mots sur la phagocytose musculaire, à propos de la réponse de M. Metschnikoff à ma critique* (C. rendus de la Soc. de biol., 1892, p. 282-283).

Ch. Pérez, *Contribution à l'étude des métamorphoses* (Bull. scient. de la France et de la Belgique, t. XXXVII, 1902, p. 195-427, pl. X-XII, 32 fig. dans le texte).

nomène dit des *hypermétamorphoses*. Lorsque ce phénomène fut observé pour la première fois par J.-Henri Fabre (1). chez le *Sitaris humeralis* (fig. 96), il se présentait dans des conditions qui le rendaient absolument inintelligible. D'œufs pondus en automne naissent, chez ce Coléoptère, des larves campodéiformes, les *Triongulins*, qui passent l'hiver sans manger, et sont transportées vers le mois de mai dans des nids d'Anthophores de l'année; là, elles deviennent, dès la première mue, des larves mélolonthoïdes qui se nourrissent

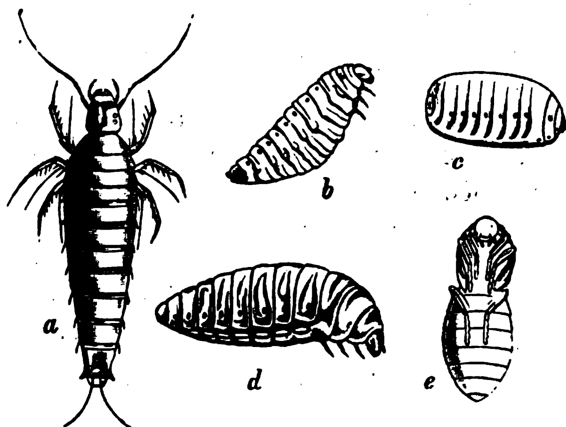


Fig. 96. — Hypermétamorphoses du *Sitaris humeralis*. — *a*, larve campodéiforme ou triongulin; *b*, première larve mélolonthoïde; *c*, pupe; *d*, seconde larve mélolonthoïde et *e*, nymphe, toutes deux nécessairement contenues dans la pupe (d'après Fabre).

de miel et subissent plusieurs mues successives. A la dernière mue, la peau se détache simplement pour former une pupe en tout semblable à celle qui enveloppe les nymphes de la Mouche de viande; toutefois la peau durcie de la pupe (*hypnothèque* de Künckel) (2) contient au lieu d'une nymphe une larve mélolonthoïde; celle-ci, au bout de deux jours, éprouve

(1) J.-H. Fabre, *Mémoire sur les hypermétamorphoses des Méloïdes* (Ann. des Sc. nat., 4e série, t. VII, 1857). — *Souvenirs entomologiques* (Études sur l'instinct et les mœurs des Insectes, sept séries. — Beauregard, *Les Insectes vésicants*, 1 vol., 1890. — G.-J. Romanes, *L'intelligence des animaux* (Trad. franç., avec préface d'Edmond Perrier. Paris, Alcan, 1887, 2 vol.).

(2) J. Künckel d'Herculais, *Les Insectes*, édition française de Brehm, 2 vol., 1882. — *Note sur les habitudes larvaires des Mylabres* (Ann. Soc. entom. de France, t. X, 1890, 3e trim.; Bull., p. 174-175). — *Les parasites*

la mue qui la transforme en nymphe; mais la nymphe demeure dans le tégument de la pupe, comme celle-ci dans le tégument larvaire sous lequel elle s'est formée; l'éclosion se fait en août; tout le développement a eu lieu au cours de la belle saison; l'intervention de l'hypnothèque est absolument inexplicable si l'on considère ce cas isolé du *Sitaris*.

Il n'en est plus de même si on en rapproche ce qui se passe chez les formes voisines. Les *Epicauta*, *Macrobasis*, *Henous*, *Mylabris*, *Cerocoma*, *Cantharis*, *Meloe*, *Stenoria* traversent les mêmes phases que les *Sitaris* ; mais ici l'explication de l'hypnothèque est évidente (1); la deuxième larve mélolonthoïde passe tout l'hiver à son intérieur, la quitte au printemps, reprend sa vie active et, au bout d'un certain temps, se change en nymphe sans rien présenter de particulier, l'hypnothèque est donc simplement un mode d'hibernation. Du premier au dernier des genres énumérés, le temps qui sépare l'apparition de la deuxième larve hors de l'hypnothèque de sa transformation en nymphe se raccourcit graduellement. La seconde larve cesse déjà d'éclore chez les *Meloe* et les *Stenoria* ; chez les *Sitaris*, enfin, l'époque de la formation de la pupe est transposée au printemps ou à l'été, et rien n'indique plus son origine première; les jeunes passent l'hiver soit à l'état de larve mélolonthoïde (*S. collettæ*), soit à l'état de triongulin (*S. humeralis*) ; le développement, d'abord réparti sur deux ans, est raccourci de manière à ne plus tenir que dans une seule année. Il est probable que le cocon dans lequel s'enferment les larves mélolonthoïdes de *Mantispa*, pour se changer en nymphe, a une signification analogue à l'hypnothèque des Coléoptères vésicants.

La tachygénèse et les générations asexuées chez divers groupes d'Invertébrés. — On a rassemblé sous le

des Acridiens. Développement et hypermétamorphoses des Mylabres (Comptes rendus de la Société de biologie, 9e série, t. II, 1890, p. 583). — *Observations sur l'hypermétamorphose ou hypnodie chez les Cantharidiens. La phase dite de pseudo-chrysalide, considérée comme phénomène d'enkystement* (Comptes rendus de l'Académie des Sciences, t. CXVIII, 1894, p. 360).

(1) E. Perrier, *Traité de zoologie*, p. 1220.

nom de génération alternante (1) tous les cas dans lesquels les individus appartenant à une série de générations successives, se réduisant le plus souvent à deux, sont dissemblables. La génération alternante ainsi comprise a été constatée chez les Polypes (Hydres et Méduses), les Vers annelés, les Trématodes, les Cestodes, les Salpes, les Doliolidæ, et, d'après la définition précédente, on peut tout aussi bien comprendre les Pucerons dans cette énumération. En se plaçant au point de vue téléologique, il y a entre ces phénomènes une certaine unité, et comme ils apparaissaient dans des groupes très éloignés les uns des autres, avec une identité apparente de mécanisme et de résultat, Henri Milne-Edwards a essayé de démontrer qu'elle n'était pas l'exception, mais bien la règle dans le Règne animal, sinon dans les deux Règnes. Cette conviction est encore partagée, parmi les embryogénistes actuels, par Beard (2), par exemple. Outre qu'il serait étrange que la reproduction de tous les organismes eût été grevée d'une aussi inintelligible complication, il est facile de se rendre compte que dans les groupes où elle se présente, la génération alternante

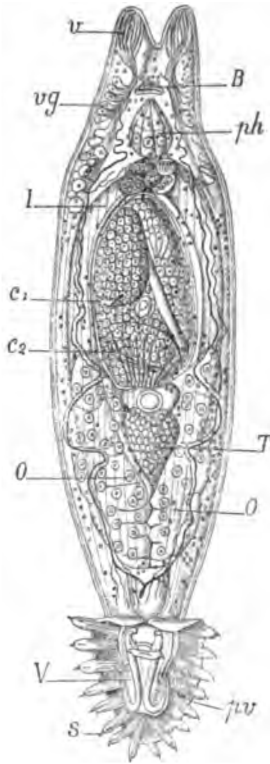


Fig. 97. — *Gyrodactylus elegans.* — *v*, prolongements tentaculiformes de l'extrémité antérieure; *B*, bouche, *vg*, vitellogène : c_1, c_2, crochets de deux embryons internes; *O*, ovaire; *T*, testicule; *V*, grands crochets fixateurs; *s*, parapodes armés chacun d'un crochet du disque fixateur; *pv*, pavillons néphridiens: *ph*, pharynx (d'après Wagner).

(1) M. Steenstrup, *Ueber den Generationswechsel*, Fror. Tagsber., n° 319 (Zool., Bd II), 1851.

(2) J. Beard, *On a supposed Law of Metazoan Development*, Anat. Anz., 1892, 8 Jahrg., p. 22-29. *On the Phenomena of Reproduction in Animal and Plants, on antithetic Alternation of Generation, and on the Conjugation of the Infusoria*, Anat. Anzeiger, 1895, 11 Jahrg., p. 234-255, 5 fig.

relève de causes simples, différentes d'un groupe à l'autre, et n'ayant en conséquence rien de ce qu'il faut pour régir la reproduction de tous les êtres vivants. En ce qui concerne les Trématodes en particulier, la génération alternante est le résultat évident de la tachygénèse.

La plupart des Trématodes dont le parasitisme demeure externe (*Polystomum*, *Diplozoon*, *Tristoma*, etc.), ne présentent aucune particularité importante de développement. Déjà chez les *Gyrodactylus* (1), parasites des branchies des

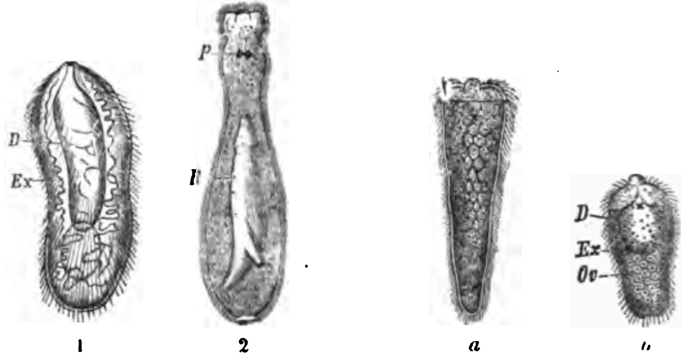


Fig. 98. — 1. *Miracidium* (Larve) de *Diplodiscus subclavatus*; *D*, sac digestif; *Ex*, tronc néphridien. — 2. *Miracidium* de *Monostomum mutabe* contenant une rédie *R*; *p*, taches pigmentaires (d'après von Siebold).

Fig. 99. — *a. Miracidium* de *Cladocœlium hepaticum*, en extension. — *b.* Le même contracté; *D*, bouche; *Ex*, néphridie; *Ov*, cellules génitales (d'après Leuckart).

Poissons d'eau douce, on observe jusqu'à trois embryons emboîtés l'un dans l'autre, à l'intérieur des individus adultes (fig. 97); il y a là un fait typique de tachygénèse : tous ces embryons sont d'ailleurs identiques entre eux.

Les choses vont beaucoup plus loin chez les Trématodes

(1) R. G. Wagener, *Ueber Gyrodactylus elegans von Nordmann* (Arch. für Anat. und Physiol., 1860, p. 768-798, pl. XVII et XVIII). — L. Kathariner, *Die Gattung Gyrodactylus von Nordmann* (Arb. d. Zool. Inst. Wurzburg, Bd X, p. 125-164, pl. VII-IX). — Th. von Siebold, *Helmintologische Beiträge* (Arch. für Naturgesch., Bd 1, 1835, p. 45-85, pl. I). — R. Leuckart, *Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels* (Arch. für Naturg., Bd XLVIII, 1882, p. 80-119, 1 pl.). — A. P. Thomas, *The life-history of the liverfluke* (*Distomum hepaticum*) (Quart. Journ. of microsc. Science, vol. XXIII, 1883, p. 99-133, 2 pl.).

parasites internes, mais peuvent être sériées de la même façon. Les ASPIDOCOTYLEA ont un développement direct, au cours duquel ils se bornent à changer d'habitat sur le même hôte. Les HOLOSTOMIDÆ naissent sous la forme d'un embryon cilié qui va s'enkyster dans un premier hôte en éprouvant une métamorphose; l'animal atteint l'état adulte dans un second hôte qui a mangé le premier; il n'y



Fig. 100. — Cercaire de *Cladocœlium hepaticum* (d'après Thomas).

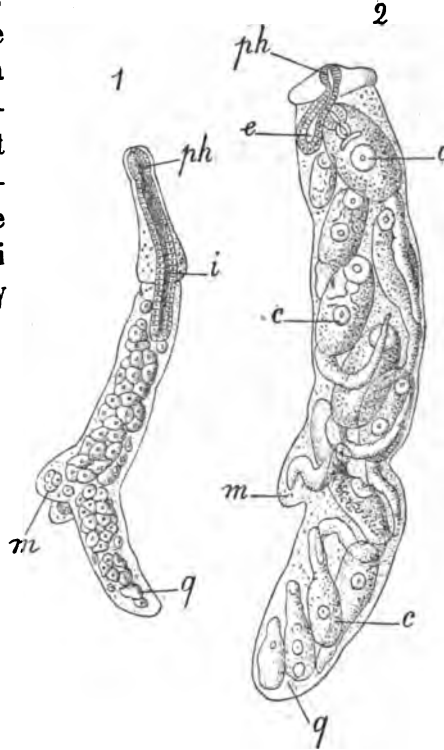


Fig. 101. — Rédies du *Cladocœlium hepaticum*. — 1. Jeune rédie à long tube digestif ne contenant encore que des germes à deux degrés de développement. — 2. Rédie plus âgée, à court tube digestif, rempli de cercaires adultes; *ph*, pharynx; *e*, *i*, intestin; *m*, moignons; *q*, queue; *c*, cercaires (d'après Leuckart).

a là rien encore de bien particulier. Mais les choses se compliquent dans les autres familles. L'œuf donne naissance à un embryon cilié ou *miracidium* (fig. 98 et 99) qui produit à son intérieur ou se transforme directement en une sorte de sac dit *sporocyste*. Dans ce sporocyste, naissent des organismes nouveaux qui peuvent être soit de jeunes Distomes

pourvus d'une queue servant à la natation, les *cercaires* (fig. 100), soit des sporocystes nouveaux (*Distomum cygnoides*) donnant naissance à des cercaires, soit des corps pourvus d'une queue accompagnée de deux moignons de membres, les *rédies* (fig. 101, 102 et 103).

Les rédies peuvent aussi naître directement dans les sporocystes primitifs ; elles peuvent engendrer tout de suite des cercaires, ou produire d'abord de nouvelles rédies qui

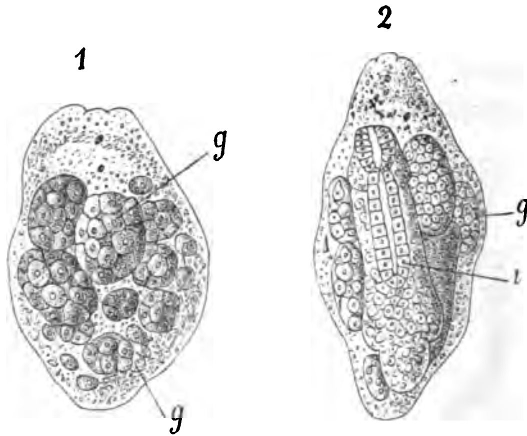


Fig. 102. — Développement de rédies dans les sporocystes du *Cladocœlium hepaticum*. — 1. Sporocystecontenant des cellules-germes et des germes *g*, à divers degrés de segmentation. — 2. Le même avec des germes plus avancés *g* et une rédie complète.

donnent ensuite naissance aux cercaires. Le fait que dans dans ces générations successives, des cercaires peuvent remplacer des rédies, des rédies remplacer des sporocystes, prouve que les cercaires, les rédies et les sporocystes ont la même signification ; leur organisation présente exactement le même type ; l'identité fondamentale est donc évidente ; à quoi tiennent les différences ?

On remarquera tout d'abord que du sporocyste à la rédie, de la rédie à la cercaire, les organes internes progressent peu à peu vers la forme qu'ils affectent chez le Trématode adulte. Le sporocyste est très dégénéré par rapport au miracidium ; c'est là, pour une certaine part,

une conséquence du parasitisme qu'il pratique à l'intérieur même des tissus de son hôte ; mais l'effet du parasitisme est aggravé par le développement précoce, à l'intérieur du sporocyste, d'éléments indifférenciés que l'on peut considérer soit comme des œufs parthénogénétiques, soit comme des *cellules germinatives*, capables d'évoluer directement (Voy. plus loin), et qui produisent soit de nouveaux sporocystes, soit des rédies, soit des cercaires. Ce développement précoce des œufs parthénogénétiques dans le sporocyste est un phénomène de tachygénèse, limité aux éléments reproducteurs ; la division répétée de ces éléments qui aboutit à la formation de rédies en est un autre. Les rédies sont, comme les sporocystes, enrayées dans leur évolution progressive par le développement hâtif de leurs éléments parthénogénétiques ; mais elles ne présentent pas l'intense dégradation due au parasitisme de ces derniers.



Fig. 103. — Sporocystes avec rédies R du *Cladocœlium hepaticum* (d'après Leuckart).

Chez les *Monostomum mutabile* (Voy. fig. 98, p. 290) et *flavum*, qui vivent dans les cavités thoracique ou oculaire de divers oiseaux aquatiques, il se développe déjà une rédie à l'intérieur de l'embryon cilié ou *miracidium*, qui quitte l'enveloppe de l'œuf dans l'utérus maternel ; la tachygénèse nous permet de passer de ce cas à celui des Cestodes. Il y a de fortes raisons, en effet, pour assimiler l'embryophore cilié des Cestodes, qui vivent dans des animaux aquatiques durant leur phase cystique, au miracidium des Trématodes, miracidium dans lequel se développerait de très bonne heure un embryon hexacanthe (fig. 104) qui produirait, à son tour, le Cestode par bourgeonnement. La tachygénèse continuant son action, l'embryophore se réduit à quelques cellules chez les Cestodes dont la larve cystique vit chez des animaux terrestres ; et ces cellules demeurent sous les enveloppes de l'œuf.

On peut encore rapprocher de l'histoire des singulières

formes larvaires des Trématodes toute une série de faits des plus surprenants offerts par le développement des Hyménoptères parasites et étudiés récemment par P. Marchal (1).

Le *Synopeas rhanis* pond un œuf dans les très jeunes larves de la *Cecidomya* (*Perrisia*) *ulmariæ*. Des quatre noyaux provenant d'une double bipartition de la vésicule germinative, l'un s'isole en s'entourant d'une sphère protoplasmique et servira seul à former l'embryon; les autres se multiplient dans la masse granuleuse commune qui constitue à l'embryon une enveloppe protoplasmique. Lorsque la larve est complètement formée, cette enveloppe se dissocie en masses séparées contenant les noyaux eux-mêmes en pleine dégénérescence, et ces masses tombent avec la larve d'Hyménoptère dans la cavité générale de la larve parasitée. Marchal assimile l'enveloppe protoplasmique des embryons de *Synopeas* à l'amnios des embryons des autres Insectes. Ici cet amnios serait le vitellus lui-même, abstraction faite de la partie qui entoure le noyau unique, véritable œuf de seconde formation, et l'embryon, au lieu de se caractériser tardivement à sa surface, s'en séparerait d'emblée, les éléments blastodermiques s'isolant dès la seconde et peut-être dès la première segmentation. En admettant l'interprétation de Marchal, il y aurait là déjà une tachygénèse des plus intenses.

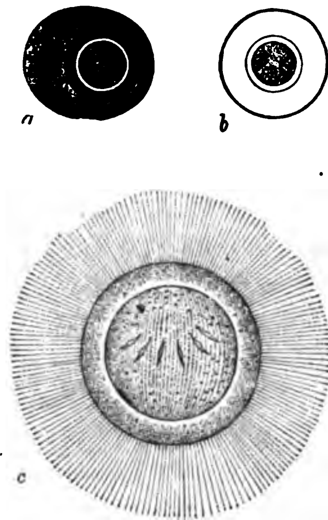


Fig. 104. — *a*, œuf et oncosphère de *Tænia solium*; *b*, œuf et oncosphère d'un *Hymonolepis*; *c*, oncosphère de *Bothriocephalus* dans son embryophore (d'après Leuckart).

(1) P. Marchal, *Recherches sur le développement des Hyménoptères parasites*, 1902.

Le *Polygnotus minutus* est parasite de la Cécidomye destructive et de la C. de l'avoine. Dans l'œuf, la division rapide de la vésicule germinative conduit à la formation d'une vingtaine de noyaux qui se rassemblent en une masse mûriforme dont tous les éléments sont encore strictement semblables entre eux. C'est seulement à ce moment que les noyaux qui occupent la périphérie de cette masse, se caractérisent comme des noyaux amniotiques : au nombre de douze à quinze, ils grandissent et finissent par devenir cinq fois plus gros que les noyaux embryonnaires qui occupent la partie centrale de la masse et dont la multiplication est au contraire rapide. La différenciation de l'amnios est donc ici plus tardive que dans le cas précédent; mais si la tachygénèse a agi moins énergiquement sur le développement de l'amnios, elle prend sa revanche en ce qui concerne les embryons. La masse embryonnaire ne s'organise pas, comme c'est la règle chez presque tous les animaux, en un embryon unique : elle se dissocie en quatre ou cinq sphères creuses, véritables *blastula*, qui grandissent par la multiplication de leurs cellules et se divisent à leur tour : il se forme finalement dix à douze blastules qui deviennent chacune un embryon complet. Chaque œuf d'un *Polygnotus* donne ainsi naissance à une douzaine d'embryons.

Toute la série de phénomènes que nous venons de résumer, s'exagère en quelque sorte dans le développement de l'*Encyrtus fuscicollis*. Celui-ci pond, au mois de juillet, un œuf dans un œuf de l'Hyponomeute du fusain. On retrouve plus tard dans la cavité générale de la Chenille l'œuf du parasite, qui a pris l'aspect d'un cylindre, toujours enveloppé d'une membrane épithéliale. Dès que, dans cet œuf, la vésicule germinative s'est segmentée en cinq ou six noyaux, l'un d'eux présente déjà un aspect tout différent des autres : il est beaucoup plus gros, lobé et d'apparence amiboïde : c'est manifestement un noyau amniotique; mais il demeure unique et se désagrège tardivement. Les autres sont des noyaux embryogènes qui forment en se multipliant

de petites morules susceptibles elles-mêmes de se diviser : un même œuf produit ainsi plus de cent embryons. La tachygénèse a ici déterminé une différenciation des plus précoces d'un élément d'où devrait dériver l'amnios, mais l'amnios lui-même ne se forme pas; encore par tachygénèse, la phase du développement qui lui correspond et qui précède la formation de l'embryon est presque entièrement sautée. Quant à l'étui membraneux tubulaire qui enveloppe l'œuf et que Bugnion (1), puis Marchal (2) avaient pris pour l'amnios de l'embryon, ce dernier auteur a plus tard reconnu que c'était là une membrane adventice fournie par la chenille parasitée, exemple de l'adaptation réciproque du parasite et de son hôte.

Le fait qu'un même œuf de *Polygnotus* ou d'*Encyrtus* produit plusieurs embryons est unique jusqu'ici dans le règne animal; à la vérité un certain nombre d'animaux bourgeonnent dans l'œuf, de sorte que celui-ci paraît donner naissance également et d'un seul coup à plusieurs individus (*Lophopus*, *Cristatella*, *Pyrosoma*, etc.) ; mais il n'en a, en réalité, produit qu'un seul qui a bourgeonné à son tour d'une façon très précoce. Il y a très loin de ces organismes coloniaux aux *Polygnotus* et aux *Encyrtus*. Le cas des embryons de Lombrics se divisant dans l'œuf en deux autres est plus voisin. Expérimentalement, on s'est approché davantage des phénomènes naturels observés par Marchal, lorsqu'en dissociant les blastomères d'un œuf en voie de segmentation, on a obtenu de chacun d'eux un embryon. Cette faculté des blastomères d'évoluer séparément est ici mise en jeu spontanément, favorisée peut-être par les facilités de nutrition que le parasitisme accumule autour des blastomères isolés. Dans la formation des Cercaires et

(1) E. Bugnion, *Recherches sur le développement post-embryonnaire, l'anatomie et les mœurs de l'Encyrtus fuscicollis* (Recueil zoologique suisse, t. V, fasc. 3 et 4, 1891, p. 435-534, pl. XX-XXV).

(2) P. Marchal, *La dissociation de l'œuf en un grand nombre d'individus distincts et le cycle évolutif chez l'Encyrtus fuscicollis* (*Hyménoptère*) (C. R. de l'Acad. des Sc., t. CXXVI, 1898, p. 662-664).

des rédies des Distomes, il y a des phénomènes analogues de dissociation, mais les éléments initiaux ne sont pas ici des œufs proprement dits et ils sont encore contenus à l'intérieur de leur progéniteur. Le développement polyembryonnaire étudié par Marchal, observé également par A. Giard (1), chez le *Litomastix truncatellus* et auquel Brandes (2) a proposé de donner le nom de *Germinogonie*, n'est donc pas un phénomène tout à fait à part et qu'on ne puisse grouper en série avec d'autres; il est particulièrement propre à nous édifier sur l'équivalence des éléments issus des premières segmentations de l'œuf.

La forme sous laquelle la tachygénèse manifeste son action chez les Trématodes se retrouve dans la classe des Hydroïdes. On sait que les éléments génitaux de beaucoup de ces animaux sont conduits à maturité par des méduses. Dans un grand nombre de cas, la Méduse se réduit (3) à son manubrium et à un rudiment d'ombrelle et de tentacules; c'est ce que P. J. van Beneden (4) nommait un *atrophion*. L'atrophie de l'ombrelle et de ses dépendances est due ici, comme celle des rédies et des sporocystes à une apparition trop précoce ou à une trop grande multiplicité

(1) A. Giard, *Sur le développement de Litomastix truncatellus* (Bull. de la Soc. entomol. de France, 1898, p. 127-129).

(2) G. Brandes, *Germinogonie, eine neue Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung* (Zeitsch. für Naturwiss., 1898, III, p. 420).

(3) Nulle part, la réduction n'est poussée plus loin que chez les Méduses des Millépores qui, dépourvues de tentacules, ont pour unique rôle d'évacuer les trois ou quatre œufs qui se développent à leur intérieur. La vie de ces Méduses ne dure que quelques heures; leurs mouvements sont très lents; presque aussitôt après leur libération, on voit les œufs isolés ou en partie soudés s'étirer pour s'affranchir de la Méduse qui les enveloppe; ils reprennent aussitôt leur forme sphérique et sont doués d'une certaine mobilité. « *Having discharged themselves in this way*, dit Duerden (*) *the Medusæ shrunk up and their mission was apparently ended. The whole process, liberation of the Medusæ and extrusion of the spheroidal bodies, was completed in five or six hours.* »

(4) P. J. van Beneden, *Recherches sur la faune littorale de Belgique* (*Polypes*) (Mém. de l'Acad. roy. de Belgique, vol. XXXV, 1867, 207 p., 18 pl.).

(*) J. E. Duerden, *Zoophyte collecting in Bluefields Bay* (Journ. of the Institute of Jamaica, March 1899). — S. J. Hickson, *The Medusæ of Millepora* (Proc. roy. Soc. London, vol. LXVI, p. 3-10, 10 fig.).

des éléments génitaux ; si la formation et la croissance de ces éléments n'avaient pas subi une accélération, la méduse serait devenue adulte et se serait détachée avant qu'ils ne soient mûrs, comme cela arrive d'habitude.

La tachygénèse permet d'expliquer de même la formation

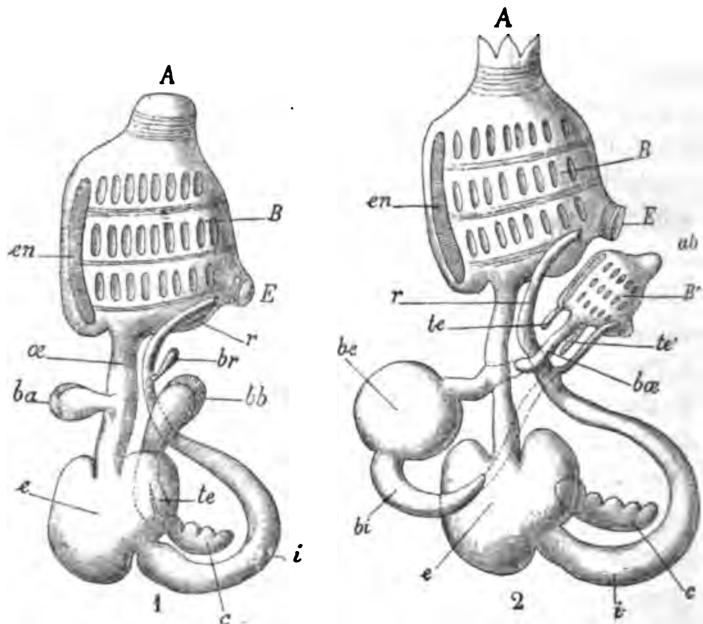


Fig. 105. — Figure demi-théorique destinée à montrer l'origine des parties dans le bourgeonnement entéro-épicardique des *Didemnum*. — 1. *A*, orifice afférent encore clos; *en*, endostyle ; *œ*, œsophage; *ba*, bourgeon stomacal; *e*, estomac; *c*, cœur; *te*, tubes épicardiques soudés à leur extrémité supérieure pour constituer le bourgeon branchial *bb*; *br*, bourgeon rectal; *r*, rectum ; *E*, orifice afférent; *B*, branchie. — 2. Figure demi-théorique représentant une phase ultérieure du développement. Mêmes lettres ; le bourgeon *ba* a donné l'ébauche de l'estomac *be* et de l'intestin *bi* qui s'unira plus tard, comme l'indique le pointillé, à l'ébauche rectale ; *bœ*, bourgeon œsophagien qui se soudera, comme le montre le pointillé, au bourgeon stomacal ; *te*, *té*, tubes épicardiques du jeune blastozoïde ; *ab*, orifice afférent encore fermé du blastozoïde ; *B'*, branchie du blastozoïde (figures combinées par Ed. Perrier et Pizon).

des gonomérides et aussi les caractères du manubrium des Méduses, souvent dépourvu de tentacules ou n'en possédant que de rudimentaires et qui sont, par conséquent, à l'égard des Polypes hydraires du type des *gastromérides*, de véritables atrophions. Mais ici, il ne faut plus incriminer le

développement des éléments génitaux, mais plutôt celui des gamomérides ou des gamozoïdes qui les contiennent; c'est un bourgeonnement précoce et non une production hâtive d'éléments génitaux qui amène l'arrêt de développement. Ce même bourgeonnement hâtif est cause encore que les ascidiozoïdes chez les Ascidies composées, demeurent toujours de petite taille et n'acquièrent souvent que quatre ou même trois rangées de trémas branchiaux (DIDEMNIDÆ, fig. 105).

Enfin il y aurait lieu de rechercher si la tachygénèse des éléments génitaux n'est pas pour quelque chose dans l'état atrophique ou infantile auquel sont condamnées beaucoup de femelles d'Insectes, d'Oiseaux et de Mammifères; mais ici, la question se complique de celle de l'origine des caractères sexuels et des conditions dans lesquelles les sexe mêmes se sont produits.

Le fait que tous les organes ne se développent pas avec la même vitesse est fécond en conséquences. Étienne Geoffroy-Saint-Hilaire l'avait déjà signalé ; il s'en sert pour expliquer ce qu'il appelait le *balancement des organes* (1); de même que l'avortement de certains organes lui permet d'expliquer les changements que l'on peut observer dans les connexions des organes entre eux. La formation précoce des organes génitaux a été désignée sous les noms de *progenèse* (2) dans les cas ordinaires, sous celui de *pédogenèse* (3), lorsqu'elle se manifeste durant la période larvaire, et le fait que le développement de certains organes peut être avancé, celui de

(1) E. Geoffroy Saint-Hilaire, *Philosophie anatomique*, 1818.

(2) A. Giard, *Sur la progenèse* (Bull. scient. de la France et de la Belgique, t. XVIII, 1887, p. 23; travaux du laboratoire de Wimereux, t. V, 1887, p. 212). Giard a très justement fait remarquer que la *dissogonie* de C. Chun (*Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung*, Festschr. Leuckart, 1892, p. 77-108, 3 fig., pl. IX-XIII), n'est qu'un cas particulier de progenèse.

(3) Le nom de pédogenèse a été créé en 1864 par C. E. von Baer, dans un rapport en russe où il propose, pour le prix Demidow, le mémoire de N. Wagner qui avait découvert que certaines larves de Diptères (*Cecidomya*) sont capables de produire à leur intérieur de nouvelles larves.

certains autres retardé, utilisé déjà par Étienne Geoffroy Saint-Hilaire pour montrer comment peut être modifié le plan de structure qu'il croyait commun à tous les animaux, a reçu de A. Giard, qui a bien mis ces phénomènes en évidence chez les Ascidies, le nom d'*hétérochronie* (1); il s'agit ici de faits qui touchent manifestement de très près à la tachygénèse partielle que nous avons indiquée dans ce paragraphe.

(1) A. Giard, *Sur les hétérochronies embryonnaires* (Arch. de Zool. expérimentale et générale, t. I, 1872, p. 422). — *Principes généraux de biologie*, 1877, p. XXI.

V

LA TACHYGÉNÈSE DANS LE DÉVELOPPEMENT DES FEUILLETS BLASTODERMIQUES, DES TISSUS ET DES ÉLÉMENTS GÉNITAUX.

Tachygénèse dans le développement des feuillets blastodermiques et des organes qui en dépendent. — Les processus généraux du développement des feuillets blastodermiques et ceux de la formation des organes qui en dépendent ne sont pas d'une grande complication, et les différences que l'on observe entre eux s'expliquent très simplement par la tachygénèse. Ce point a été déjà mis en lumière par A. Giard (1) et a été repris à nouveau par l'un de nous dans le rapport sur le prix Serres pour 1896 (2). Il est facile de se rendre compte de la façon dont la tachygénèse agit ici, en comparant entre eux les modes de formation les plus importants des feuillets blastodermiques. Dans les cas les plus simples, la segmentation de l'œuf aboutit d'abord à la constitution d'une sphère creuse, dont la paroi est formée d'une seule assise de cellules toutes semblables

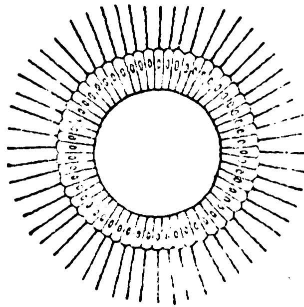


Fig. 106. — Phase de blastula d'une larve d'Acalèphe (*Aurelia aurita*).

(1) A. Giard, *Sur la signification du Prostome et du Blastopore, et sur la parenté des Rotifères avec les Mollusques et les Annélides* (Assoc. franç. pour l'avancement des Sciences, Congrès du Havre, sect. de Zoologie, 5e séance, 30 août 1877). — *Sur l'embryogénie des Ascidies du genre Lithonephria* (C. R. de l'Acad. des Sc., t. XCII, 1881, p. 1350). — *Sur la formation des organes par enterocœlie et par schizocœlie. Signification de ces processus* (Id., 1890).

(2) Ed. Perrier, *Rapport sur le prix Serres* (C. R. de l'Acad. des Sciences, t. CXXIII, 1896, p. 1151-1159).

entre elles. C'est la *blastula* (fig. 106). L'animal peut éclore à cette phase ; la *blastula* est alors ciliée, et nage à l'aide de ses cils vibratiles. Il est à peu près impossible que tous les cils aient exactement la même activité ; la *blastula* nage donc, en général, en conservant la même orientation ; il en résulte que l'axe qui passe par le pôle dirigé en avant tend à s'allonger, de sorte que la *blastula* prend une forme ellipsoïdale et présente un pôle antérieur et un pôle postérieur. Le pôle anté-

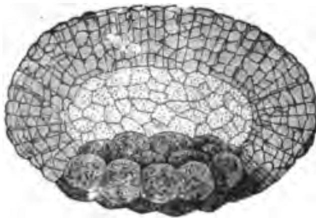


Fig. 107. — Embryon de *Sycandra raphanus* où les longues cellules claires entodermiques et les grosses cellules sphéroïdales exodermiques sont déjà différenciées, avant l'éclosion.

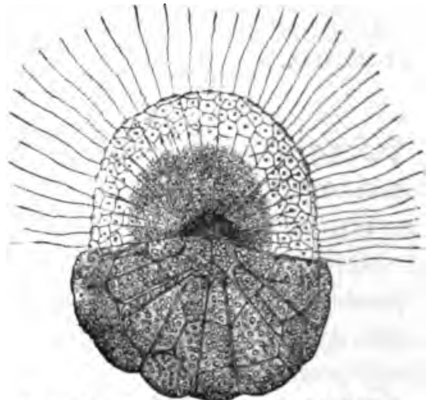


Fig. 108. — Larve *Amphiblastula* de *Sycandra raphanus* présentant un hémisphère formé de cellules flagellifères entodermiques et un hémisphère de grosses cellules granuleuses exodermiques (d'après F. E. Schulze).

rieur est physiologiquement le pôle moteur ou *pôle cinétique* ; en raison de l'activité de leurs cils, les réserves contenues dans les cellules qui l'avoisinent sont rapidement consommées, tandis qu'elles demeurent presque intactes dans les cellules du pôle postérieur qui peut dès lors recevoir le nom de pôle nourricier ou *pôle trophique* (fig. 107, 108 et 109). La différence extérieure entre les cellules des deux pôles peut être, dans le même groupe zoologique, très faible (*Ascetta*) ou au contraire extrêmement apparente (*Sycon*) ; les cellules actives du pôle cinétique sont, en effet, cylindriques et munies chacune d'un long

(1) F. E. Schulze, *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien* (*Sycandra raphanus*) (Zeitsch. für wiss. Zool., suppl. au tome XXV, 1875, p. 247-280, pl. XVIII-XXI). — *Die Metamorphose von Sycandra raphanus* (Id., vol. XXXI, 1878, p. 262-295, pl. XVIII-XIX).

flagellum chez les *Sycon*, celles du pôle trophique sont au contraire sphéroïdales et sans cils ; une telle larve est dite *amphiblastula*. Les blastula peuvent se fixer ou demeurer libres. Lorsqu'elles se fixent, elles le font naturellement par leur pôle cinétique ; elles ne peuvent évidemment s'attacher à un corps que par le pôle qu'elles dirigent vers lui. Dès lors, la calotte trophique de l'embryon demeure extérieure, tandis que la calotte cinétique demeure appliquée contre l'obstacle, ou, si la fixation n'a lieu que par la couronne qui sépare les deux calottes, s'invagine à l'intérieur de la calotte trophique (fig. 110). Le feuillet interne ou entoderme est et ne peut être constitué que par la calotte cinétique, dont les éléments impriment en quelque sorte leur forme aux éléments des chambres ciliées si caractéristiques des Éponges adultes.

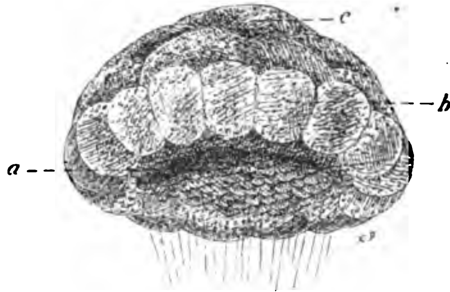


Fig. 109. — Larve libre de *Sycandra raphanus*, dont la couche de cellules flagellifères s'est invaginée dans la couche de cellules granuleuses. — *a*, cellules flagellifères ; *c*, cellules granuleuses de l'exoderme ; *b*, couronne de cellules granuleuses marginales formant le bord de la bouche de la gastrula (d'après F. E. Schulze).

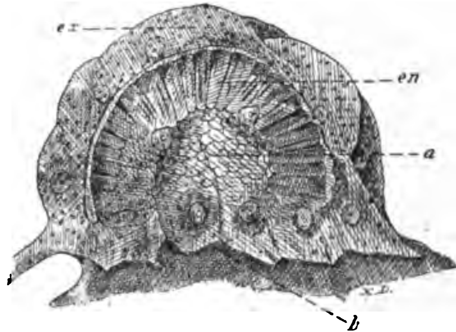


Fig. 110. — Coupe verticale d'un embryon de *Sycandra raphanus* après l'invagination. — *ex*, exoderme à cellules granuleuses devenues amiboïdes ; *en*, entoderme formé par les cellules claires ciliées, invaginées ; *a*, cavité de la gastrula ; *b*, cellules marginales amiboïdes, bordant la bouche de la gastrula et fixant la larve sur les corps étrangers (d'après F. E. Schulze).

Lorsque la blastula ne se fixe pas, la calotte trophique, en raison des réserves qu'elle contient et de l'inactivité des cellules qui la consti-

tuent, est le lieu de formation des nouveaux éléments. Ces éléments peuvent se détacher isolément (Échinodermes) et flotter plus ou moins longtemps dans la cavité de segmentation (fig. 111); mais, en général, probablement sous l'influence des courants qui s'établissent nécessairement entre la région trophique et la région cinétique, qui est essentiellement une région de consommation, la calotte trophique s'invagine dans la calotte cinétique et constitue dès lors l'entoderme.

La blastula se transforme ainsi en *gastrula* (fig. 112), et

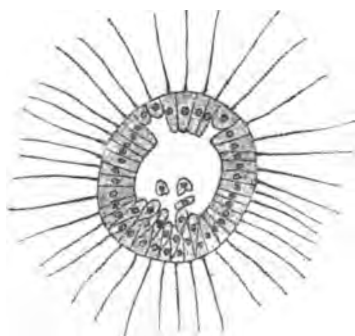


Fig. 111. — Stade blastula de *Strongylocentrotus lividus* montrant l'émigration des cellules du mésenchyme (d'après Korschelt).



Fig. 112. — Formation du mésenchyme dans la gastrula d'*Antedon rosacea* (d'après Bury).

l'orifice *postérieur* qui résulte de l'invagination de la calotte trophique dans la calotte cinétique est désignée sous le nom de *blastopore*. On ne saurait trop insister sur l'erreur qui a fait prendre le blastopore pour une *bouche primitive* ayant fonctionné comme telle, de sorte qu'à un certain moment, sans qu'on puisse dire pourquoi, presque tous les Artiozoaires se seraient retournés bout pour bout. C'est à cette idée fausse, que le blastopore a pu être une bouche primitive, qu'il faut attribuer les efforts des embryogénistes pour déterminer ce que devient ce blastopore et essayer d'établir qu'il prend part, dans certains cas, à la formation de la vraie bouche. Cela n'arrive jamais que dans des cas où la tachygénèse est très intense et par une voie très détournée.

Quoi qu'il en soit, on voit que suivant l'époque à laquelle

se fixera la *blastula* ou l'*amphiblastula* les cellules locomotrices de la calotte cinétique pénétreront à l'intérieur de la calotte trophique ou lui formeront un revêtement. Ce dernier cas est de beaucoup le plus fréquent, puisqu'il est de l'essence des animaux d'être libres, il en résulte que les cellules de l'exoderme qui continuent d'ailleurs à servir à la locomotion, conservent le plus souvent les caractères des cellules de la calotte cinétique. Mais ces caractères déjà développés chez la *blastula* n'ont rien à faire avec la situation interne ou externe que les cellules de la calotte cinétique prendront plus tard relativement à celles de la calotte trophique et qui ne sont, par conséquent, en aucune façon. un signe distinctif soit de l'exoderme soit de l'entoderme. C'est ce dont Delage n'a pas tenu compte lorsqu'il a énoncé cette proposition constituant un évident paradoxe et d'ailleurs contradictoire dans ses termes mêmes, que les Éponges étaient des animaux dont l'exoderme était interne et l'entoderme externe, des *animaux retournés,* pour ainsi dire, ce qu'il a simplement traduit en grec en leur donnant la dénomination d'Énantiozoaires (Εναντιος, inverse).

Les faits invoqués par Delage et Hérouard à l'appui de leur thèse d'une prédestination exodermique de la calotte trophique relèvent simplement de la tachygénèse. Il est, en effet, normal qu'elle détermine l'invagination de la calotte cinétique dans la calotte trophique avant la fixation comme cela peut avoir lieu chez les *Sycandra* ; et si un retard dans la fixation de la *blastula* ou plutôt une prolifération précoce des cellules de la calotte trophique fait pénétrer quelques-unes de ces cellules dans la cavité de la blastula, la seule loi d'hérédité suffit à expliquer qu'elles repassent ensuite à l'extérieur, comme l'a vu Minchin chez la *Leucosolenia reticulum* (1). Il est évident d'ailleurs que leur situation habituellement externe doit leur avoir communiqué

(1) E. A. Minchin, *Notes on the larval and postlarval development of Leucosolenia variabilis with Remarks on the Development of other Asconidæ* (Proceed. of the Royal Society, vol. LX, 1896, p. 42-52, 7 fig.).

un tropisme particulier, ne fût-ce, par exemple, qu'à l'égard de l'oxygène, tropisme qui détermine leur migration.

Après avoir critiqué les opinions de Delage et Hérouard sur la valeur morphologique de l'exoderme et de l'entoderme, on ne peut d'ailleurs que se rallier, au point de vue physiologique, à ce que ces auteurs disent fort judicieusement à propos du développement des Bryozoaires : « Les termes ectoderme et entoderme n'ont qu'une valeur relative et ne correspondent nullement à des objets réels fondamentalement distincts (1). »

Absence de prédestination des feuillets; substitution fréquente d'un feuillet à l'autre par tachygénèse. — I. — Il résulte de ce qui précède que, contrairement à une opinion à laquelle se laissent facilement aller les embryologistes, la calotte cinétique et la calotte trophique de la blastula n'avaient pas au début de prédestination particulière, que les différenciations qu'elles présentent ne sont nullement liées à ce que la calotte cinétique est destinée à former l'entoderme et la calotte trophique, l'exoderme.

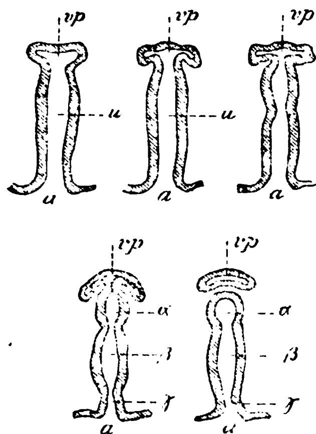


Fig. 113. — Différentes phases de la séparation des entérocèles de l'intestin primitif (d'après Selenka). — *a*, bouche de la Gastrula (anus futur) ; *u*, intestin primitif ; α, intestin antérieur ; β, intestin moyen (estomac) ; γ, intestin terminal ; *vp*, entérocèle.

L'entoderme peut, une fois formé, continuer à donner naissance à des cellules isolées qui s'ajoutent à celles contenues déjà dans la cavité de segmentation et constituent avec elles le mésoderme (Échinodermes); c'est là un procédé primitif ; le plus souvent, près de l'orifice d'invagination, sur le futur côté ventral de l'animal, deux grosses cellules se détachent de l'entoderme, et, par une division répétée tant de ces grosses

(1) *Zoologie concrète*, V, les *Vermidiens*, 1897, p. 60.

cellules que des cellules filles, le mésoderme somatique se constitue. Cette différenciation précoce et cette division régulière des *initiales* mésodermiques sont évidemment des phénomènes de tachygénèse; on les observe surtout chez les Vers annelés et les Mollusques. La formation du mésoderme peut être encore plus rapide. Au lieu d'être le résultat de la division d'une initiale mésodermique placée au voisinage du blastopore, le mésoderme se détache latéralement de l'entoderme et sur une assez grande étendue, soit qu'il apparaisse sous forme de diverticules, soit que deux sillons latéraux symétriques l'isolent graduellement (fig. 113).

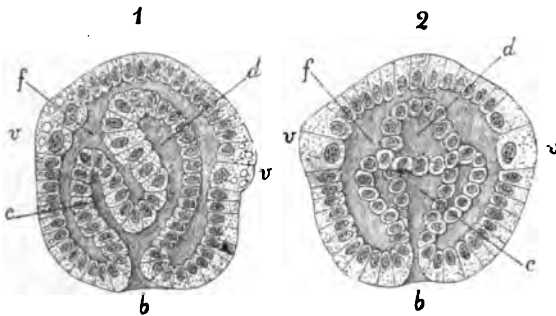


Fig. 114. — Formation du mésoderme chez la *Paludina vivipara*. — 1. Embryon vu de profil. — 2. Le même vu de face. — *b*, blastopore; *d*, cavité gastrique primitive; *c*, diverticules de l'entoderme destinés à former le mésoderme; *f*, cavité d'invagination; *v*, cellules de la ceinture ciliée (d'après d'Erlanger).

Comme ce mode de formation du mésoderme se manifeste chez des animaux que rien dans leur organisation définitive ne rapproche les uns des autres, il est bien manifeste qu'il s'agit ici, non de l'indication d'une parenté généalogique entre des animaux que tout sépare et quoiqu'on en ait fait quelquefois un groupe spécial, sous le nom d'*entérocéliens*, mais d'un simple processus de tachygénèse. La formation d'un mésoderme entodermique est la règle chez les Chétognathes, les Brachiopodes, les Entéropneustes, les Echinodermes, les Tuniciers, les Vertébrés; elle se montre aussi, parmi les Mollusques, chez la *Paludine* (fig. 114). Ce dernier fait important ; tous les autres Gastéropodes ayant un

mésoderme procédant de chaque côté d'une initiale, il démontre que le second procédé est manifestement dérivé du premier. Il peut arriver d'ailleurs que les deux ébauches soient pleines au moment où elles se détachent de l'entoderme et se caractérisent par là plus rapidement.

II. — Les cellules qui constituent la blastula sont, à l'origine, toutes semblables entre elles; une première différenciation commence à s'établir par le fait même du mouvement de la larve à l'intérieur du milieu où elle vit. Les éléments de la calotte antérieure ou cinétique prennent des caractères différents de ceux de la calotte postérieure ou trophique. Lorsque celle-ci s'est invaginée à l'intérieur de la première, les conditions d'existence ne sont plus les mêmes pour chacun des feuillets ainsi constitués. L'exoderme en contact permanent avec le milieu extérieur, subira directement toutes les excitations dont ce milieu est l'origine, et c'est à ses dépens que se forment l'épiderme et ses nombreux dérivés (poils, plumes, glandes, etc.); d'autre part, il donne naissance au système nerveux et aux parties essentielles des organes des sens. L'entoderme sera principalement en rapport avec les corps étrangers introduits dans l'organisme et en particulier avec les aliments; c'est le feuillet nourricier, d'où proviennent le tube digestf et ses annexes (glandes digestives, poumons, etc.). Quant au mésoderme, dont la formation a toujours un caractère essentiellement adventif, il participe à la fois de l'un et de l'autre des deux feuillets extrêmes; les organes qu'il édifie ont le plus généralement des rapports très étroits avec ceux qui proviennent de l'évolution de l'entoderme; d'autre part, il est capable de produire des glandes, tout comme l'exoderme.

L'exoderme et l'entoderme ont donc réellement dans la formation des organes un rôle commandé par leurs positions respectives; mais ils ne sont pas si strictement attachés à ce rôle, que des organes cessent nécessairement d'être comparables, si les feuillets fondamentaux n'interviennent pas de la même façon dans leur production. La théorie de la prédestination

des feuillets, développée surtout par les frères Hertwig (1), a cependant exercé une influence considérable sur les recherches embryogéniques entreprises depuis une vingtaine d'années. Les naturalistes se sont appliqués, avec un soin extrême, à rechercher le feuillet d'où dérivaient les divers organes dont ils étudiaient le développement. Il était admis comme un dogme jusqu'en ces derniers temps qu'un feuillet donné était l'origine d'organes bien déterminés, et réciproquement qu'un certain organe s'édifiait toujours aux dépens d'un feuillet et ne pouvait avoir d'autre origine. De nombreux travaux ont fortement ébranlé la théorie de la spécificité des feuillets.

III. — *a*. — Ainsi Heymons (2) chez les Orthoptères (Forficulides, Blattides, Gryllides), a montré que l'intestin moyen ne provient pas de l'entoderme mais de l'exoderme. Dans les considérations générales qui terminent son travail, il dit qu'on ne doit plus attacher une importance fondamentale aux deux feuillets primaires, attendu que beaucoup de Métazoaires peuvent se passer de l'un de ces feuillets. Pour lui, les feuillets germinatifs sont « bis zu einem gewissen Grade indifferente Zellengruppen (3) ».

Lécaillon (4) a démontré également que chez les Chrysomélides, le tube digestif tout entier est d'origine exodermique ; l'entoderme se borne à digérer le vitellus nutritif et disparaît ensuite. Pratt (5) a fait des observations ana-

(1) O. et R. Hertwig, *Die Cœlomtheorie. Versuch einer Erklärung des Mittleren Keimblattes* (Jenaische Zeitschrift, Bd XV, 1881, p. 1-150, 3 pl.). — *Studien zur Blättertheorie* (Iena, Fischer, 1882, 4 pl.).

(2) Heymons, *Die Embryonalentwicklung der Dermapteren und Orthopteren, unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung monographisch bearbeitet.* Iena, 1895, 136 p., 33 fig., 12 pl.

(3) Voy. Edmond Perrier, *Les colonies animales et la formation des organismes*, p. 707 et suiv.

(4) Lécaillon, *Recherches sur l'œuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides* (Arch. d'Anat. microsc., 1898, 230 p., figures dans le texte, 4 pl.).

(5) H. S. Pratt, *The embryonic History of Imaginal Discs in Melophagus ovinus* L., *together with on Account of the earlier Stages in the Development of the Insect* (Proceed. Bost. Soc. nat. Hist., vol. XXIX, 1900, p. 241-272, 5 fig., 7 pl.).

logues sur le *Melophagus ovinus*. Les études de Vaney (1) sur deux autres Diptères, le *Gastrophilus equi* et le *Tanypus* (sp.?) ont établi que les disques thoraciques et abdominaux sont d'origine exodermique, tant dans la partie épithéliale que dans le mésenchyme de ces disques; ce dernier donne naissance aux muscles et aux trachées.

On peut donc aujourd'hui, d'après les résultats obtenus chez les Orthoptères, les Coléoptères et les Diptères, considérer les disques imaginaux thoraciques et abdominaux comme ayant une origine exodermique, conformément aux vues exprimées dès 1875 par J. Künckel d'Herculais (2) et Ganin (3) et plus tard par van Rees (4). A. Kovalevsky (5) pensait que les trois feuillets avaient chacun leur ébauche dans les disques imaginaux. Il n'est pas sans intérêt de rappeler ici que c'est J. Künckel d'Herculais qui, le premier, dès 1875, montra nettement l'origine épidermique des disques imaginaux, dans sa magistrale étude sur les Volucelles; il mit également en évidence ce fait important : que ces organes doivent avoir la même signification chez tous les Insectes et que chez les Muscides, ils présentent cette particularité d'être situés en profondeur, loin de l'épiderme auquel ils sont rattachés par un fin pédicule. Il proposa pour les désigner le nom d'*histoblastes* qui a le mérite d'exprimer

(1) C. Vaney, *Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères* (Ann. de l'Univ. de Lyon, nouv. série, fasc. 9, 1902, 171 p., 4 pl.).

(2) J. Künckel d'Herculais, *Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles*. Paris, G. Masson, 1875-1881.

(3) M. Ganin, *Matériaux pour servir à l'histoire du développement post-embryonnaire des Insectes* (en russe) (Soc. des Médecins et des Naturalistes de Varsovie, 76 p., 4 pl.). — Travail résumé par Hoyer : *Protocolle der Sitzungen der Section für die Zoologie und vergleichende Anatomie der f. Versammlung russischer Naturforscher und Ærtzte in Warschau im September* 1876 (pour le Mémoire de Ganin, Voy. p. 386-389), *in* Zeitsch. für wissensch. Zoologie, Bd XXVIII, 1877, p. 385-419.

(4) J van Rees, *Beiträge zur Kenntniss der inneren Metamorphose von Musca vomitoria* (Zool. Jahrb., Bd III, 1888, p. 1-134, 10 fig. dans le texte, 2 pl.).

(5) A. Kovalevsky, *Beiträge zur Kenntniss der nach embryonalen Entwicklung der Musciden* (Zeitsch. für wiss. Zoologie, Bd XLV, 1887, p. 542-594, 5 pl.).

brièvement leur nature et leur fonction, et qui est préférable à tous égards à celui de « disques imaginaux », attendu que la forme de ces masses embryonnaires est très variable ; la plupart d'entre elles sont fort peu discoïdes.

D'autre part, A. Conte (1) a constaté que chez les Nématodes parasites, l'intestin est reconstitué par des éléments d'origine probablement mésodermique.

Dans son étude du développement du *Loligo*, Faussek (2) a établi la reconstitution de l'intestin moyen aux dépens du mésoderme. Dans le chapitre VI qui termine son important travail, cet auteur fait une étude critique des travaux des embryologistes, concernant la dégénérescence et la régénération de l'entoderme dans les divers groupes du règne animal. Il rappelle à ce sujet les travaux de Kovalevsky et de Marion qui avaient constaté chez les Alcyonnaires « une véritable identité physiologique des deux feuillets » ; de Wilson sur la *Renilla* et la *Manicina* ; de Lang sur la *Discocelis tigrina* ; de Bobretzky sur la *Nassa mutabilis*, de Brauer sur le Scorpion, de Reichenbach sur l'Écrevisse, etc.

b. — Bien que le bourgeonnement ne puisse être identifié de tous points au développement normal, à partir de l'œuf, il n'en n'est pas moins vrai qu'au point de vue de la spécificité des feuillets, les deux phénomènes sont étroitement liés l'un à l'autre ; les arguments spécieux qu'ont fait valoir les partisans de l'intangibilité de la théorie des feuillets ne résistent pas à l'examen impartial des faits.

Chun (3) a montré que chez la *Rathkea octopunctata* et la *Lizzia Claparedii*, les bourgeons qui se développent sur le manubrium ont une origine exclusivement exodermique. Chez les Annélides, l'exoderme peut régénérer tous

(1) A. Conte, *Contributions à l'embryologie des Nématodes* (Ann. de l'Univ. de Lyon, nouv. série, fasc. 8, 1902, 133 p., 137 fig. dans le texte).

(2) V. Faussek, *Untersuchungen uber die Entwickelung der Cephalopoden* (Mith. zool. Stat. zu Neapel, Bd XIV, 1900, p. 83-237, 11 fig. dans le texte, pl. VI-X).

(3) C. Chun, *Atlantis. Biologische Studien uber pelagische Organismen. 1 Caditel. Die Knospungsgesetze der proliferende Medusen* (Bibl. Z., Chun et Leuckart, 19 Heft, 1895, p. 1-52, 4 fig., pl. I-II).

les organes qui, chez l'embryon, proviennent des divers feuillets germinatifs. Chez les Bryozoaires, l'œuf, d'où dérive le premier individu de la colonie, donne naissance, au cours de son développement, à l'exoderme, au mésoderme et à l'entoderme du bryozoïde correspondant. De ces trois feuillets, le premier seul se continue à travers les ramifications de la colonie, de sorte que les bryozoïdes qu'il produit par bourgeonnement sont tout entiers exodermiques.

Chez les Tuniciers coloniaux, les faits sont plus curieux encore. D'après Hjort, chez les *Botryllus*, tous les organes du blastozoïde naissent de la vésicule interne du bourgeon, en continuité avec le sac branchial de l'oozoïde; ce sac étant d'origine exodermique, il en résulte que tout le bourgeon est d'origine exodermique (1). Par contre, chez les *Polyclinum*, tous les organes du bourgeon dérivent de l'épicarde qui, au début, n'est qu'une invagination de l'intestin et est par conséquent entodermique. Tous les organes importants du bourgeon sont donc ici entodermiques (2).

Les métamorphoses des Insectes et le bourgeonnement des Bryozoaires, phénomènes dans lesquels la tachygénèse intervient à un si haut degré, semblent indiquer qu'il faut attribuer à son action le transfert à l'exoderme de fonctions habituellement exercées soit par l'entoderme et le mésoderme, soit par l'exoderme et les deux autres feuillets. Les histoblastes des Insectes sont en effet des replis exodermiques; mais ils ne se bornent pas à reconstituer l'épithélium chitinogène (*hypoderme* des auteurs); ils reconstituent également les muscles de la paroi du corps qui sont habituellement mésodermiques. Chez les Bryozoaires, l'exoderme constitue non seulement les muscles, mais aussi le tube digestif qui est habituellement d'origine entodermique.

Il est à noter d'ailleurs que lorsque le mésoderme est cons-

(1) D'après Pizon, le sac branchial chez les Botryllus est d'origine endodermique.

(2) J. Hjort, *Beitrag zur Keimblätterlehre und Entwicklungsmechanik der Ascidienknospung* (Anat. Anzeiger, Bd X, 1894, p. 215-219, 5 fig.).

titué par des replis de l'entoderme, ce dernier peut être considéré comme ayant indirectement produit tous les tissus dont la formation revient habituellement au mésoderme. C'est ce qui est en particulier bien évident chez les Échinodermes, où non seulement les muscles, les glandes génitales, les canaux absorbants, l'appareil ambulacraire, mais le système nerveux du calice et de l'axe des bras des Crinoïdes sont d'origine nettement entodermique (1). Or les Échinodermes sont des animaux à métamorphoses, à tachygénèse intense, par conséquent, comme les Insectes et les Bryozoaires.

Bien qu'il ne soit pas possible d'admettre, — comme Faussek et Saint-Rémy (2) l'ont fait remarquer, — la définition purement physiologique du feuillet germinatif, telle que F. Braem (3) l'a proposée, il est certain qu'on ne peut plus conserver aujourd'hui pour le Règne animal tout entier, la notion du feuillet, telle que O. Hertwig l'a exposée dans son traité d'embryogénie des Vertébrés.

Les feuillets doivent être caractérisés par leur situation et non par leurs fonctions ou leurs caractères histologiques ; autrement, on se condamne à des embarras inextricables. Les deux feuillets peuvent se remplacer l'un l'autre ; ainsi, la nutrition de l'embryon qui échoit d'ordinaire à l'entoderme peut être assumée, dans le cas où celui-ci disparaît à un stade précoce, par un épithélium d'origine exodermique. On doit admettre avec V. Faussek « qu'entre les feuillets germinatifs, il n'existe aucune différence physiologique et histogénique importante ».

Il est à noter d'ailleurs que les deux feuillets primaires conservent leurs caractères et leurs fonctions dans la

(1) Edmond Perrier, *Mémoire sur l'organisation et le développement de la Comatule* (*Antedon rosaceus*). — Nouvelles Archives du Muséum d'histoire naturelle (2e série, t. IX, 3e série, t. I et II, 1887-1890).

(2) Dr Saint-Rémy, *La valeur morphologique des feuillets germinatifs* (Rev. gén. des Sc. pures et appliquées, 1901, t. XII, p. 578-582).

(3) F. Braem, *Was ist ein Keimblatt?* (Biol. Centralbl., Bd XV, 1895, p. 427-443, 466-476, 491-506, 3 fig.)

plupart des types primitifs des divers embranchements, de sorte que la substitution d'un feuillet à l'autre, au cours du développement des formes les plus évoluées, apparaît comme un processus d'accélération embryogénique.

IV. — Les divers processus de formation du mésoderme se retrouvent dans la genèse d'un très grand nombre d'organes. Très souvent, c'est par la pénétration des éléments des parois d'une cavité à l'intérieur de celle-ci que les organes nouveaux se forment.

Cette pénétration ne peut guère avoir lieu que par les procédés suivants, auxquels on peut convenir de donner des noms appropriés (1).

1° Les éléments quittent isolément la paroi pour s'enfoncer dans la cavité; c'est la *sporadobythie* (σποράς, άδος, épars, dispersé; βυθίζω, ίσω, enfoncer).

2° La paroi se fend, par division tangentielle de ses éléments, en une couche superficielle et une couche profonde qui s'isole plus ou moins; c'est l'*hyménobythie* (ὑμήν, ένος, membrane).

3° Une partie de la paroi s'invagine dans la cavité ou, si la paroi est intérieure par rapport à la cavité, s'évagine pour pénétrer dans celle-ci; c'est la *physobythie* (φῦσιγξ, ιγγος, ampoule, vésicule).

4° L'invagination est remplacée par la formation d'un bourgeon solide; c'est la *stéréobythie* ou *soreusie* (Giard) (σορός, urne; στερεός, solide).

On peut admettre que l'accélération embryogénique va en croissant du premier au dernier de ces procédés (2). Le fait

(1) Ed. Perrier, *Rapport sur le prix Serres* (C. R. de l'Acad. des Sc., 1896, t. CXXIII, p. 1151-1159).

(2) A. Giard a déjà indiqué le fait pour les deux derniers procédés [*Sur la formation des organes par entérocœlie et schizocœlie. Signification de ces processus* (C. R. Acad. des Sc., 13 janv. 1890)]. Il a énoncé ainsi la loi à laquelle l'ont conduit ses recherches embryogéniques :

Lorsque, dans le développement d'animaux voisins, un organe prend naissance, tantôt par invagination ou reploiement d'un feuillet cellulaire (processus Wolffien), tantôt par formation d'une masse cellulaire pleine qui, plus tard, peut se cliver ou se creuser d'une cavité, ce deuxième mode de formation doit être considéré comme une condensation du premier.

que chez les Poissons osseux, la stéréobythie remplace dans le développement de la plupart des organes le processus de la physobythie offert par les Poissons primitifs, les Sélaciens, par exemple, suffit à montrer que le premier de ces processus embryogéniques est effectivement plus récent que le second.

L'inversion apparente des feuillets blastodermiques chez les Rongeurs, étudiée par M. Mathias Duval (1), s'explique par un phénomène de tachygénèse.

Si l'on fait application de ces données au développement des méduses, par exemple, on s'aperçoit bien vite qu'il y a là des phénomènes évidents de tachygénèse s'opposant à ce que l'on puisse déduire quoi que ce soit de leur mode de formation, quant à leur origine morphologique : 1° la sous-ombrelle et l'enveloppe de la Méduse sont, en effet, le résultat d'une stéréobythie de l'exoderme; 2° une cavité creusée dans le bourgeon stéréobythique donne à la fois naissance à la cavité de la sous-ombrelle et à la fente qui sépare l'ombrelle de son enveloppe. Si l'on s'en tenait à un tel processus embryogénique pour expliquer la Méduse, elle demeurerait éternellement inintelligible.

Dans ses recherches sur la structure des os des Poissons, P. Stephan (2) a nettement indiqué l'intervention de la tachygénèse dans l'édification de ce tissu osseux.

« Le phénomène qui remplace un os très grossièrement fibreux par un autre finement fibrillaire, c'est-à-dire une partie à éléments ossifiés quand ils sont déjà bien différenciés, par une autre dont les éléments ossifiés ont atteint un stade peu avancé, ce phénomène indique une progression dans la précocité de l'ossification, qui arrête toute différenciation ultérieure de la substance fondamentale. C'est là une tendance de même nature que celle qui amène la diffé-

(1) M. Duval, *Le Placenta des Rongeurs* (Journal de l'Anat. et de la Physiol. de l'homme et des animaux, Pouchet, 27e ann., p. 24-73, 344-395, 515-612, 28e ann., p. 58-98, 333-453, 16 pl., 1891-1892).

(2) P. Stephan, *Recherches histologiques sur la structure du tissu osseux des Poissons* (Bull. scient. de la France et de la Belgique, t. XXXIII, 1900, p. 283-431, 8 pl.).

renciation précoce des organes, dans le cours du développement embryogénique, c'est-à-dire que ce qui a été appelé *accélération embryogénique*. On pourrait lui donner le nom d'*accélération histogénétique*. »

On peut rapporter à un phénomène du même ordre la formation de cette première substance osseuse homogène des très jeunes poissons. Il est vraisemblable que cet os embryonnaire est le résultat d'une accélération histogénétique, qu'il représente par conséquent une substance conjonctive ossifiée avant d'avoir atteint une certaine différenciation.

Stephan a bien mis en évidence cette action tachygénétique dans l'évolution des pièces osseuses dans le même groupe (dents, écailles, parties profondes du squelette), depuis les formations primitives pleines, massives, jusqu'aux os plus parfaits dans lesquels une néoformation donne naissance à des canaux de Havers.

L'évolution des dents chez les Mammifères offre également à considérer de très intéressants phénomènes de tachygénèse. Ainsi, P. Adloff (1) a constaté que chez les Rongeurs, notamment chez les Sciuromorphes, certaines dents présentes chez l'embryon font défaut chez l'adulte. Chez plusieurs types de même ordre, cet auteur a constaté l'existence d'une dentition antérieure à la dentition de lait et celle d'une autre postérieure à la dentition permanente. Les molaires ne différeraient pas essentiellement des dents de lait, mais proviendraient de la fusion de deux dentitions. Le « diphyodontisme » des Mammifères placentaires aurait son origine dans le « polyphyodontisme » des Reptiles.

R. Dewoletzky (2) est arrivé à des conclusions analogues par l'étude du développement des dents chez les Marsupiaux. Les ébauches rudimentaires de dents « linguales » et de

(1) P. Adloff, *Zur Entwickelungsgeschichte des Nagethiergebisses* (Jenaische Zeitschr. für Naturwiss, Bd XXXII, 1898, p. 347-410, 4 fig. Taf. 12-16).

(2) R. Dewoletzky, *Offene Fragen aus der Geschichte der niederen Säuger* (Jahrb. Realgymn. Mödling, 1898, 26 p.).

dents « labiales » indiquent, d'après cet auteur un nombre indéterminé de dentitions, dont une seule parvient à son complet développement. Les résultats obtenus par l'auteur témoignent de la participation de plusieurs dentitions à la formation des molaires.

Ces phénomènes successifs de transformation du mode de développement sont particulièrement intéressants dans l'histoire du développement du système nerveux. Le système nerveux a essentiellement une origine exodermique. Chez les Polypes, il n'arrive que rarement à se constituer de véritables organes nerveux; le processus de sa formation est sporadobythique. La sporadobythie est encore conservée dans la constitution des ganglions cérébroïdes des Vers annelés, tandis que la chaîne nerveuse se forme par hyménobythie; la plupart des ganglions des Mollusques sont dus soit à une physobythie, soit à une stéréobythie. Enfin, la physobythie devient le mode général de formation du système nerveux chez les Tuniciers et les Vertébrés, c'est-à-dire chez les animaux pourvus d'une corde dorsale ou Phanérocordes. Ceci n'est pas une simple coïncidence; il y a entre l'apparition de la corde dorsale, la tachygénèse du mésoderme et celle du système nerveux qui, tous deux, chez les Phanérocordes, se forment par physobythie, des liens étroits, de sorte que l'on peut dire que c'est à la tachygénèse qu'est due la réalisation du type Vertébré, dont le type Tunicier n'est qu'une déformation : c'est ce que nous allons essayer de démontrer.

Origine des Vertébrés (1).— On sait que la segmentation du corps des Vertébrés, la disposition fondamentale de leur tube digestif, de leur appareil circulatoire et de leur appareil néphridien sont des caractères vraisemblablement hérités des Vers annelés, et que les Vertébrés diffèrent surtout de ces animaux par le renversement de leur attitude, et par l'existence d'une corde dorsale entre le système nerveux et

(1) Ed. Perrier, *L'origine des Vertébrés* (C. R. de l'Acad. des Sc., t. CXXVI, 1898, p. 1479-1486).

le tube digestif. Il est facile d'établir la proposition suivante :

1° *Le renversement d'attitude est dû au grand développement et à la tachygénèse du système nerveux.* — 2° *La production d'une corde dorsale est due aux conditions tachygénétiques de la formation tout à la fois du système nerveux et du mésoderme.*

En effet, l'ébauche primitive du système nerveux consiste dans la différenciation et l'invagination, par des procédés variables dans le détail, d'une vaste plage qui s'étend presque d'un pôle à l'autre de l'embryon et comprend dans son étendue, tout à la fois la région où devra se constituer l'invagination buccale et le blastopore. La partie invaginée se transforme en un tube nerveux continu d'une extrémité à l'autre du corps. C'est ce tube formé très précocement et non le tube digestif que rencontrerait l'invagination buccale, si elle venait à se montrer. Elle cesse de se produire, et c'est très probablement une fente branchiale latérale qui remplira les fonctions de bouche (1). De la sorte le futur vertébré se trouve amené d'abord à se coucher sur le côté du corps pour manger, puis à tourner vers le sol la face opposée à la face neurale.

L'histoire embryogénique de l'*Amphioxus* quoique déjà modifiée par la tachygénèse, montre nettement comment le Provertébré devenu pleurothétique, est en même temps devenu dissymétrique, et comment sa symétrie s'est rétablie secondairement, la bouche redevenant médiane, mais antineurale. La bouche devant être nécessairement appliquée contre le sol quand l'animal cherche sa nourriture ou mange, c'est-à-dire durant ses occupations habituelles, le Vertébré a été ainsi amené à tourner vers le sol sa face antineurale, c'est-à-dire à prendre une attitude exactement inverse de celle du Ver annelé ancestral.

(1) Van Vijhe, *Ueber Amphioxus* (Anat. Anzeiger, 8 Jahrg., 1893, p. 152-172). — A. Dohrn, *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels*, Lepzig, p. 1-15, 1875.

Il n'y a rien de commun entre ces changements *physiologiques* d'attitude et l'inexplicable retournement bout pour bout imaginé par ceux qui, prenant le blastopore pour une bouche primitive, ont été conduits à voir dans le canal neurentérique une sorte d'œsophage primitif qui aurait conduit dans un tube digestif exodermique, devenu plus tard le système nerveux (1). Le blastopore, nous l'avons dit, n'a jamais été une bouche par la bonne raison

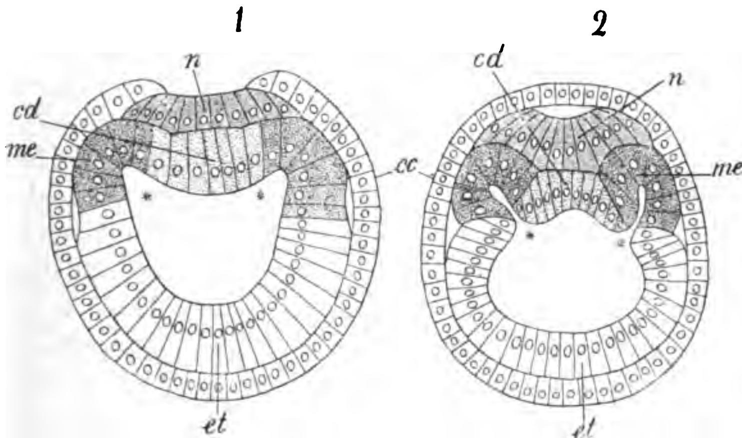


Fig. 115. — Coupes transversales de deux embryons d'*Amphioxus*, montrant deux phases successives de la formation du système nerveux, du mésoderme et de la corde dorsale. — *n*, plaque nerveuse ; *cd*, cellules de la corde ; *me*, évaginations mésodermiques ; *ec*, exoderme ; *et*, entoderme (d'après B. Hatschek).

que sa position est *nécessairement* postérieure ; le système nerveux n'a jamais été un tube digestif, et l'existence d'un canal neurentérique est une conséquence directe de la tachygénèse du système nerveux.

Si, maintenant, l'on cherche à déterminer comment s'est constituée la corde dorsale, on reconnaît que chez l'*Amphioxus*, les Tuniciers et les Vertébrés primitifs, tout au

(1) W. H. Gaskell, *Address to the physiological section on : « The origine of Vertebrates »* (British Assoc. for the Adr. of Sc., Meet. in Liverpool, 1896, 31 p., 9 fig.). — *On the origin of Vertebrates, deduced from the Study of Ammocœtes*. I, *The origin of the Brain ;* II, *The origin of the Vertebrate cranio-facial skeleton* (Journ. of Anat. and Physiol., vol. XXXII, p. 513-581, 7 fig. ; vol. XXXIII, p. 154-188, 6 fig., 3 pl.).

moins, la région de l'entoderme qui la forme présente des rapports morphologiques très précis. Elle est placée exactement au-dessous de la plage exodermique qui constitue l'ébauche primitive du système nerveux et entre les deux ébauches entodermiques du mésoderme (fig. 115). Or, ces trois régions sont trois régions d'accroissement rapide qui puisent dans la plage entodermique, avec laquelle elles sont en rapport, tous leurs matériaux nutritifs. Les cellules de cette plage sont donc rapidement vidées, entrent en mortification après quelques transformations secondaires, soit de la plage qu'elles forment, soit de leur propre constitution, et c'est cette plage mortifiée dont l'existence est la conséquence directe de la formation tachygénétique de l'exoderme et du mésoderme qui devient la corde dorsale. Tout le Vertébré se trouve donc expliqué; c'est encore un type organique créé en quelque sorte par la tachygénèse, liée pour une part elle-même à l'exagération des dimensions relatives du système nerveux. Y. Delage et Hérouard (1) ne veulent pas admettre ce déterminisme concernant la mortification des cellules de la plage d'où provient la corde dorsale; mais ils ne donnent de leur opinion aucune raison plausible. Le fait de la disparition de toutes les réserves de la corde et de leur régression est d'ailleurs incontestable.

Il est inutile d'ajouter que les prétendus Prochordés et Céphalochordés auxquels ils essayent de rattacher les Vertébrés sans pouvoir expliquer d'ailleurs comment ils ont été constitués, ni comment ils ont pu donner naissance aux Vertébrés, sont aujourd'hui de plus en plus abandonnés.

Tachygénèse dans la segmentation; examen des bases de la théorie du plasma germinatif de Weismann. — La segmentation totale et égale de l'œuf aboutissant à une *blastula* à large cavité qui devient une *gastrula* par invagination de sa calotte postérieure dans sa calotte antérieure, paraît bien être le mode primitif de segmentation et de développe-

(1) Y. Delage et E. Hérouard, *Traité de zoologie concrète*; VIII, les *Procordés*, 1898.

ment, chez les Artiozoaires tout au moins. Les divers autres modes de segmentation semblent bien dérivés de celui-là et n'en être que des modifications tachygénétiques. La discussion de ces modifications serait à la fois fort longue et sans grand intérêt pour la question qui nous occupe. Mais l'enquête

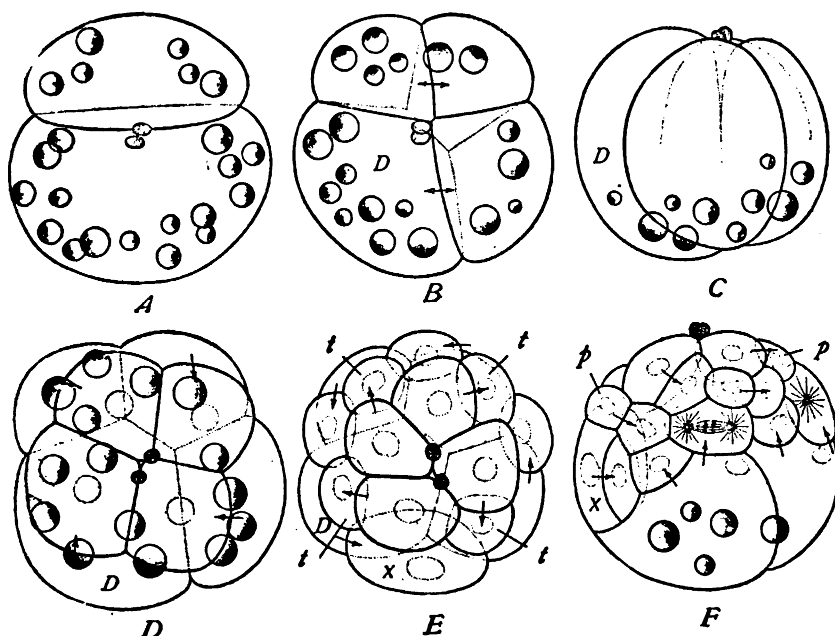


Fig. 116. — Segmentation chez une *Nereis*. Exemple d'une segmentation inégale à l'origine et dont les éléments ont une destination indiquée à un stade très précoce. — A, stade à deux cellules (avec gouttelettes d'huile à leur intérieur). — B, stade à quatre cellules. Le plan du second clivage correspond au futur plan médian. — C, même stade, vu du côté droit. — D, stade à huit cellules. — E, stade à seize cellules. Les cellules *t* donnent naissance à la ceinture ciliée (prototroque) de la larve; la cellule *X*, à la chaîne nerveuse ventrale; les cellules *D*, aux bandes mésodermiques, aux cellules germinatives et à une partie du tube digestif. — F, stade à vingt-neuf cellules, vu du côté droit; *p*, anneau de cellules qui forment la ceinture ciliée de la larve (d'après E. B. Wilson).

soigneuse, faite récemment par divers embryologistes sur le sort des blastomères, successivement issus les uns des autres par bipartition, a conduit à des résultats importants au point de vue de la tachygénèse. C'est à elle qu'il faut attribuer successivement : 1° l'orientation précoce de l'embryon dont l'extrémité antérieure, l'extrémité postérieure, la face

dorsale et la face ventrale arrivent à être déterminées dès les premiers stades de la segmentation; 2° la disposition régulière et symétrique des blastomères; 3° leur apparente prédestination (1), résultant de ce que leur nombre et leur arrangement demeurent constants à chaque stade (fig. 116), de sorte que les mêmes organes ou les mêmes régions du corps naissent finalement de blastomères déterminés.

C'est à cette dernière catégorie de faits que se rattache l'isolement précoce, chez certains animaux de petite taille et à développement très rapide (Daphnies, Pucerons, Rotifères, Nématodes, etc.), du blastomère qui doit donner naissance aux glandes génitales (fig. 117). Cette spécialisation est pour ainsi dire la condition de la formation et de l'activité précoces des organes génitaux dont ces animaux si souvent parthénogénétiques fournissent le plus frappant exemple. Elle est la conséquence d'une tachygénèse intense agissant principalement sur les organes génitaux et rentre dans une catégorie très générale de phénomènes qui ne portent pas seulement sur ces organes.

Les remarquables expériences de Driesch, de Boveri, de Roux, Morgan, Loeb, Wilson, etc., ont montré qu'il n'y a dans l'œuf aucune localisation cytoplasmique en relation avec des parties déterminées de l'adulte, puisqu'un fragment d'œuf peut donner naissance à une larve complète, et ce, chez des animaux appartenant à des embranchements très différents : Cœlentérés, Échinodermes, Tuniciers, Amphibiens et Poissons.

C'est pour n'avoir pas saisi ce lien que Weismann a été conduit à formuler cette théorie de la continuité du *plasma germinatif* qui a fait en Allemagne et sur quelques

(1) L. Chabry, *Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples* (Journ. de l'Anat. et de la Physiol. de l'homme et des animaux, 1887, t. XXIII, p. 167-319. — W. E. Castle, *The early Embryology of Ciona intestinalis* (Bull. of the Museum of comp. Zool. at Haward College, vol. XXVII, 1896, p. 203-280, 13 pl. — E. B. Wilson, *The Cell-Lineage of Nereis. A contribution to the Cytogeny of the Annelid Body* (Journ. of Morphol., vol. VI, 1892, p. 361-470, 8 fig., pl. XV-XX).

esprits en France une si grande impression. Le fait que la cellule initiale de l'appareil génital s'isole chez quelques formes à embryogénie très accélérée dès les premiers stades de la segmentation n'est nullement une preuve qu'il existe un *plasma formatif* et un *plasma germinatif*, l'un ne donnant naissance qu'à des parties essentiellement éphémères, l'autre, éternel, présidant à l'arrangement des éléments constitués par le plasma formatif, soustrait aux actions extérieures qui peuvent s'exercer sur les corps, et conservant à travers les milieux les plus divers, l'intégrité des formes spécifiques. C'est simplement une indication du degré extrême auquel est parvenue la tachygénèse de l'appareil génital dans les formes tachygénétiques, en vertu des règles mêmes de l'hérédité. Loin de fournir un argument contre l'hérédité, ainsi que le pensait Weismann.

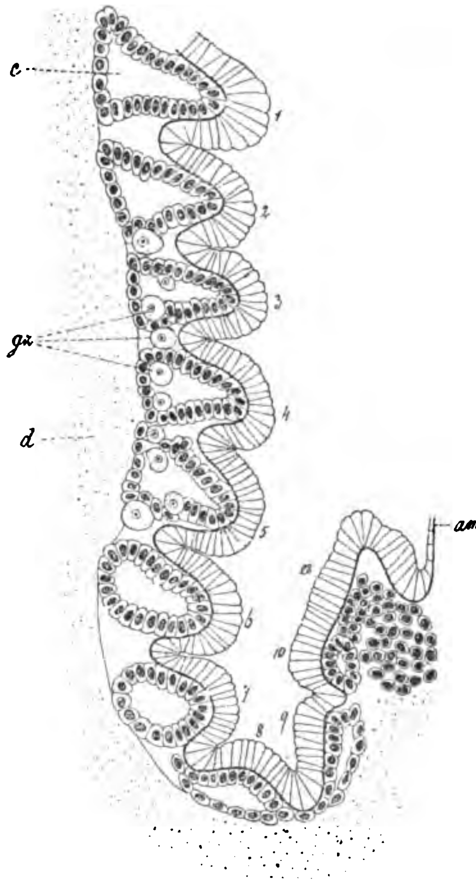


Fig. 117. — Coupe sagittale dans la région abdominale de la bandelette germinative de *Phyllodromia germanica* après la formation des segments primitifs.— 1-7, les sept premiers segments abdominaux; du huitième segment abdominal (8) au dernier (*es*), s'étend la partie de la bandelette germinative repliée sur la face ventrale ; *am*, amnios ; *c*, diverticules du cœlome ; *d*, vitellus nutritif ; *gz*, cellulea génitales, situées en partie dans les dissépiments, en partie dans la paroi ou à l'intérieur des segments primitifs (d'après Heymons).

ce fait est, au contraire, une conséquence de la façon dont s'exerce normalement l'hérédité. Là encore, la notion de la tachygénèse suffit à expliquer un processus qui paraît assez surprenant, en l'absence de cette notion, pour avoir donné naissance à toute une vaste théorie qui a malheureusement le défaut de reculer les explications, de buter souvent contre les faits et de ramener la biologie à une allure métaphysique tout à fait contraire à celle qui a été si féconde dans les autres sciences.

Dans son excellent ouvrage sur la cellule, E. B. Wilson (1) a mis clairement en évidence les points faibles de la théorie de Weismann, dont il admire l'ingéniosité, mais dont il critique le caractère métaphysique. L'hypothèse de Roux qui lui sert de base, la *division qualitative du noyau*, grâce à laquelle chaque noyau reçoit une chromatine spécifique qui fixe le sort de la cellule correspondante, et donne à cette dernière un pouvoir particulier de « self determination » ou de « self differentiation », conduit, dans l'application, à une complication absolument inconcevable. Il est curieux de remarquer avec Wilson que c'est Roux lui-même qui a contribué le plus à en démontrer l'inanité (2). Lorsqu'il étudia le développement d'un blastomère séparé de son congénère, au stade 2 de la segmentation de l'œuf de la Grenouille, il constata que le demi-embryon finit par récupérer les parties manquantes qui, normalement, proviennent de la division du second blastomère (fig. 118).

Les très curieuses expériences de H. Driesch et de E.-B. Wilson (fig. 119) sur l'influence de la pression dans le mode de segmentation de l'œuf (Échinodermes, *Nereis*), sont tout aussi démonstratives, dans un autre ordre de faits, contre

(1) E. B. Wilson, *The cell in development and inheritance*, 2e édition, 1902, New-York, The Macmillan Company.

(2) W. Roux, *Beiträge zur Entwicklungsmechanik der Embryo. Ueber die Künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwickelung (Postgeneration) der fehlenden Korperhälfte*, Arch. Path. Anat., Bd. CXIV, p. 113-154, 246-291, Taf. II, III.

l'hypothèse de Roux qui est encore démentie par les expériences sur la « mérogonie » de Boveri et de ses successeurs,

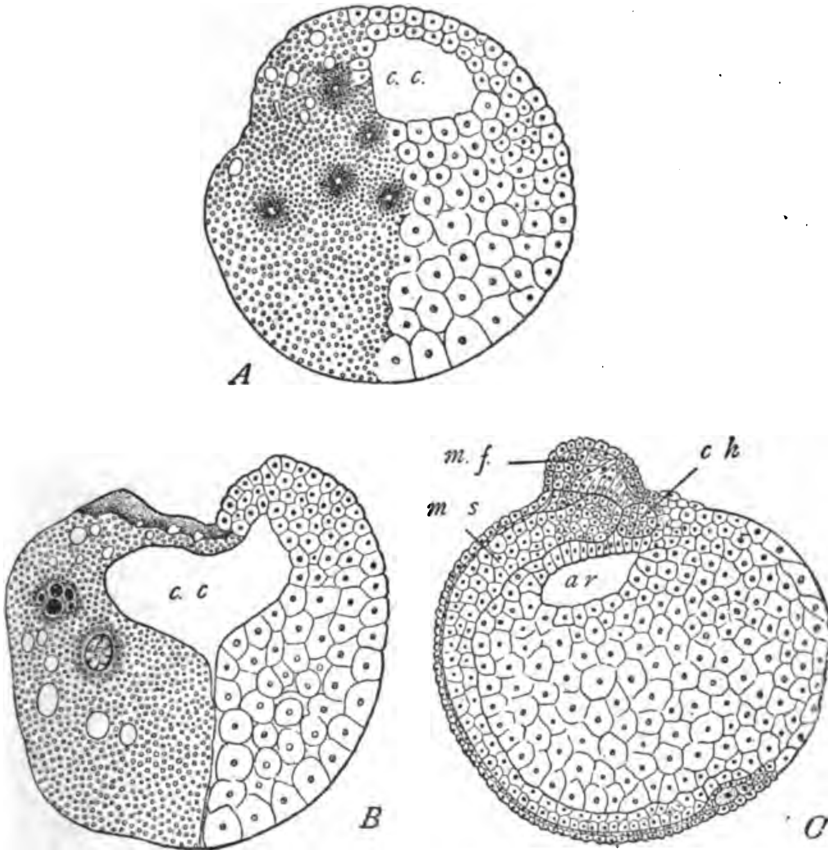


Fig. 118. — Demi-embryons de Grenouille (en section transversale) provenant de la multiplication de l'un des deux premiers blastomères ; le second blastomère étant tué aussitôt après la première bipartition de l'œuf. — A, demi-blastula (le blastomère mort est situé à gauche). — B, stade plus avancé. — C, demi-têtard avec le repli médullaire et la plaque mésodermique ; régénération de la moitié manquante. — *ar*, cavité archentérique ; *c.c.*, cavité de segmentation ; *ch*, notochorde ; *m.f.*, repli médullaire ; *ms*, plaque mésodermique. (D'après Roux.)

et surtout par les nombreux faits de régénération connus, tant chez les animaux que chez les végétaux.

De nombreuses expériences pratiquées sur les œufs les plus divers ont montré qu'un blastomère isolé peut engen-

drer un embryon complet, parfois de dimensions réduites, comme s'il provenait d'un œuf de taille inférieure à la

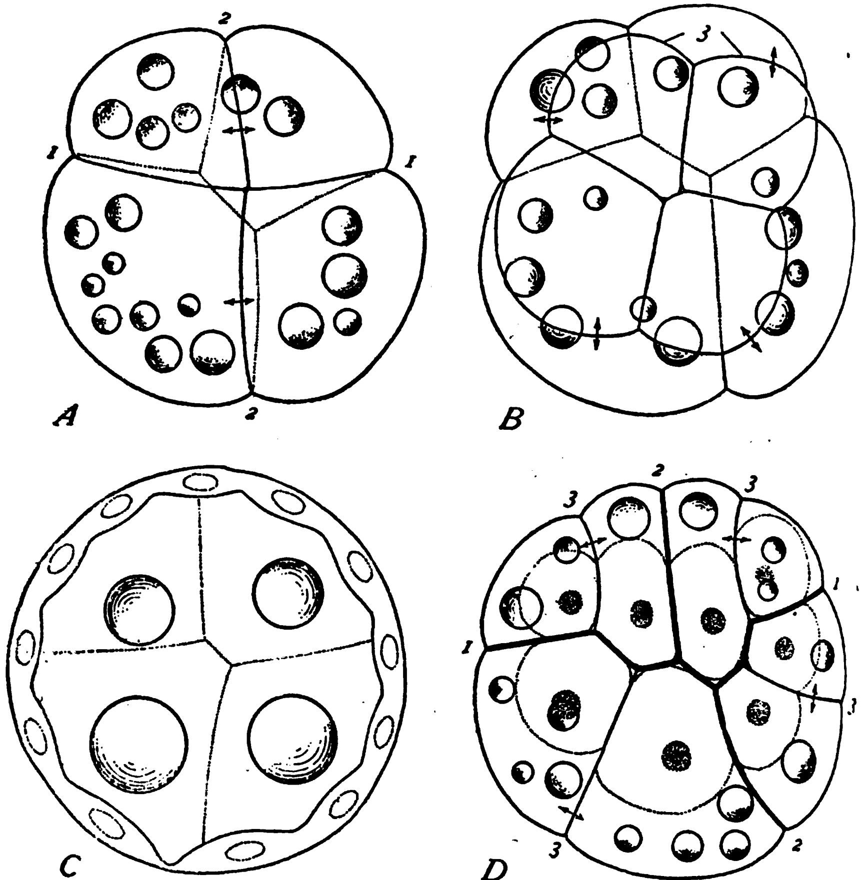


Fig. 119. — Modifications de la segmentation par l'effet de la pression, chez une *Nereis*. — A,B, stades normaux, à quatre et à huit cellules. — C, trochophore (trochosphère) normale, avec quatre cellules entodermiques. — D, stade à huit cellules provenant d'un œuf aplati; les œufs ainsi traités donnent naissance à des trochophores pourvues de huit cellules entodermiques au lieu de quatre. Les chiffres indiquent les clivages successifs. (D'après E.-B. Wilson).

normale. Les plus curieuses de ces expériences sont dues à Zoja (1) sur les Polypes des genres *Clytia* et *Laodice*.

(1) R. Zoja, *Sullo sviluppo dei blastomeri isolati dalle uova di alcune Meduse (e di altri organismi)* (Arch. für Entwicklungsmech., Bd I, p. 578-595, pl. XXI-XXIII; Bd II, p. 1-37, pl. I-IV).

Ce zoologiste a obtenu des embryons parfaits non seulement avec les blastomères du stade à 2 et à 4 cellules, mais encore à 8 et à 16 cellules. Dans ce dernier cas, l'embryon nain n'atteint que le seizième de la taille normale. Ces expériences démontrent que les premières divisions, tout au moins, ne séparent, ni dans le noyau, ni dans le cytoplasme, des matériaux de « qualité » différente, puisque chacun des blastomères est capable de donner naissance à un embryon complet, et contient, par conséquent, toutes les parties essentielles pour aboutir à un tel développement.

L'isolement des blastomères et leur développement, soit en embryons complets, soit en parties d'embryon sont d'ailleurs des phénomènes qui sont très fréquemment réalisés naturellement, comme processus tachygénétiques, et poussés à un degré de perfection que l'expérimentation ne saurait atteindre. Ils apparaissent avec toute leur netteté dans les cas si intéressants relatifs au développement des Hyménoptères parasites étudiés par M. Marchal et par M. Giard, mais on les retrouve accompagnés de circonstances accessoires qui les masquent plus ou moins complètement dans un grand nombre d'autres cas.

Chez les Cladocères (*Moina rectirostris*, *Leptodora hyalina*, etc.), l'un des blastomères issus de la cinquième segmentation s'isole déjà pour constituer les organes génitaux. Comme les éléments de ces glandes proviennent de la division de ce blastomère, qu'ils ne sont le siège d'aucune différenciation spéciale et qu'ils évoluent pendant toute la belle saison, sans aucune fécondation préalable en nouveaux individus, ces individus peuvent être évidemment considérés comme résultant du développement de blastomères isolés. Ce qu'on nomme, dans ce cas, *parthénogénèse* n'est que la conservation par les blastomères de la faculté d'évoluer en embryons. On observe de même une différenciation très précoce de l'élément qui devra former les glandes génitales chez les Pucerons et les Rotifères, de sorte que la parthénogénèse de ces animaux doit proba-

blement recevoir la même interprétation que celle des Cladocères et se rattacher par conséquent directement à la tachygénèse. Il en est de même de la pédogénèse des larves chez les Cécidomyes où la précocité de la séparation des initiales génitales a été constatée, et dès lors il devient vraisemblable que le développement des Cercaires dans les Rédies, des Cercaires ou des Rédies dans les Sporocystes des Trématodes digénèses, celui d'embryons emboîtés les uns dans les autres chez les *Gyrodactylus* ou de Rédies à l'intérieur du miracidium du *Monostomum mutabile* rentrent dans le même cycle de phénomènes. Mais l'isolement précoce des initiales des glandes génitales peut être également constaté dans un assez grand nombre de cas, sans que pour cela la parthénogénèse apparaisse (1), chez divers autres animaux appartenant aux groupes les plus variés, des Éponges (Maas), des Scorpions (Brauer), des *Phalangium*, des Crustacés (*Cyclops*, *Lernæa*), des Nématodes (*Ascaris*, *Strongylus*), des Insectes (*Chironomus*, etc.), des Vers (*Sagitta*), des Céphalopodes, divers Sélaciens (*Pristiurus*, *Scyllium*, *Raja*); il est probable qu'on le retrouvera dans bien d'autres cas. Les *cellules germinatives* (*germ-cells* de Beard) issues d'un blastomère de bonne heure isolé ne demeurent pas nécessairement rassemblées; elles peuvent se séparer, se loger dans les régions du corps les plus diverses, se déplacer par des mouvements amiboïdes; beaucoup semblent disparaître sans se développer; la plupart gagnent peu à peu une région déterminée où elles seront l'origine des ébauches génitales. Nous aurons tout à l'heure à revenir sur les conséquences de ce mode d'évolution manifestement tachygénétique des glandes génitales.

Les blastomères dissociés naturellement n'évoluent pas toujours de manière à produire un embryon tout entier.

(1) J. Beard, *The morphological continuity of the germ-cells im Raja bates* (Anatomische Anzeiger, vol. XVIII, 1900); — *The germ-cells of Pristiurus* (Ibid., vol. XXI, 1902); — *The track of heredity in plants and animals* (Transactions of botanisch Society of Edinburgh, Januar 1902).

On sait que les œufs des animaux se développent très souvent parmi d'autres éléments dont ils ne se distinguent pas tout d'abord et qui sont souvent utilisés, soit pour les nourrir (vitellogène des Vers plats), soit pour leur former un follicule, soit pour constituer les conduits génitaux. Chez les Tuniciers ces éléments secondaires fournissent à l'œuf une enveloppe mais ne cessent pas de se multiplier et pénètrent dans le vitellus qu'ils continuent à digérer au profit de l'embryon. Si le développement de celui-ci s'accélérait, la multiplication des éléments secondaires demeurant active, il est évident que les éléments nés de cette multiplication s'introduiraient à un premier stade d'accélération, non plus dans le vitellus encore indifférencié, mais entre les blastomères; qu'à un second stade, ils pénétreraient dans les ébauches des organes de l'embryon dont ils reproduiraient l'arrangement et l'on comprend qu'à un troisième stade, si la multiplication des cellules folliculaires était poussée au maximum, en détournant à leur bénéfice la nourriture destinée à l'embryon, ces cellules retarderaient au profit de leur propre multiplication, les divisions des blastomères qui pourraient dès lors se trouver fort peu nombreux à un moment où les éléments secondaires se seraient assez multipliés pour construire à eux seuls une véritable ébauche d'un faux embryon contenant dans ses diverses parties de rares blastomères disséminés. C'est ce qui arrive chez les Salpes (1); la multiplication des éléments secondaires s'arrête à un certain moment; celle des blastomères devient au contraire active; à mesure que ces éléments se multiplient, ils digèrent les parties des faux embryons dans lesquelles ils étaient plongés; chaque blastomère se comporte alors comme s'il était prédestiné à construire une partie du corps du jeune animal, comme s'il était demeuré en contact avec les autres blastomères ou encore comme s'il était un des éléments indifférenciés qui régénèrent les parties

(1) W.-K. Brooks, *The genus Salpa* (Memoirs of the biological laboratory of the John Hopkins University, Baltimore 1893).

accidentellement enlevées à un animal. Chabry a montré effectivement que chez les Ascidies chaque blastomère avait, à partir d'un certain moment, un rôle déterminé dans lequel il ne pouvait être suppléé. Cette prédestination apparente est un fait d'hérédité tachygénétique.

Origine des éléments sexuels; intervention de la tachygénèse dans la réalisation des éléments mâles. — Avant d'essayer de montrer comment la tachygénèse est intervenue dans le développement et la différenciation des éléments génitaux, il est nécessaire de rappeler qu'elle se manifeste d'une manière très nette dans le mode de multiplication des éléments anatomiques soit isolés, soit groupés en organisme, et que les divers modes de segmentation de l'œuf ne se distinguent des différents procédés de division des éléments anatomiques que parce que les phénomènes sont ici compliqués et déformés par la présence d'un vitellus nutritif plus ou moins volumineux. Il est évident que le mode le plus lent de division des éléments anatomiques est la bipartition pure et simple et, puisqu'il est tout naturel qu'un élément anatomique atteigne tout son développement avant de se diviser, on est conduit à penser que c'est aussi le plus primitif; mais la bipartition ne s'accomplit pas elle-même toujours de la même manière ; elle est le plus souvent accompagnée de curieux phénomènes de caryocinèse, c'est-à-dire de transformation et de déplacement des parties du noyau, auxquels prennent part les *sphères attractives*, les *filaments achromatiques*, les *corpuscules chromatiques* ou *chromosomes*. En général, il n'existe dans chaque élément, au moment de la bipartition, qu'une seule sphère attractive, dont le dédoublement est le premier acte des phénomènes de caryocinèse. Mais ce dédoublement peut s'opérer aussi au moment même de l'individualisation de l'élément, de sorte que celui-ci contient dès le début deux sphères attractives qui n'ont plus qu'à se déplacer pour donner le signal de la division. Il y a donc ici une tachygénèse manifeste. La division du travail physiologique que nous voyons s'établir

dans les œufs d'*Encyrtus* (p. 295) entre un noyau nourricier, le *noyau amniotique* de Marchal, et un noyau de multiplication semble indiquer aussi l'intervention de la tachygénèse dans la séparation chez les Infusoires du noyau unique des plastides ordinaires en deux autres dont on peut dire que l'un est nourricier, actuellement fonctionnel, et sujet à un renouvellement périodique, tandis que l'autre semble demeurer au repos dans l'intervalle des périodes où il fonctionne comme moyen sexuel et persiste en partie dans la série des générations successives d'Infusoires. D'autre part, les phénomènes dits de caryocinèse s'accomplissent avec une régularité trop mathématique pour qu'on puisse admettre qu'il s'agisse là de phénomènes tout à fait primitifs. La forme presque constante des chromosomes pour une espèce donnée, leur égale bipartition, leur répartition en même nombre entre les deux éléments qui résultent de la division d'un élément préexistant, leur persistance en nombre constant, qui en est le résultat, dans tous les éléments d'un même organisme et, qui plus est, dans tous les éléments de tous les organismes d'une même espèce, ont toute l'allure de phénomènes qui ont été graduellement combinés et dont le mode actuel de réalisation, si frappant par son étonnante précision, est la conséquence d'une tachygénèse. Il est bien vraisemblable qu'un certain nombre des étapes qui ont été parcourues pour y parvenir, sont encore conservées et qu'une comparaison attentive les fera retrouver. On possède déjà quelques indications dans ce sens. Il y a des organismes dont les plastides possèdent de très nombreux chromosomes ; il y en a, par exemple, jusqu'à 168 chez l'*Artemia salina*. Il peut arriver que dans ces espèces à chromosomes nombreux, le nombre des chromosomes, au moins dans les cellules du corps, soit variable ; il oscille, par exemple, entre 36 et 80 chez le lapin (1). Nous sommes ici en présence de phénomènes analogues à ceux qu'on observe chez tous les organismes : le nombre des parties

(1) H. Winiwarter, *Le corpuscule intermédiaire et le nombre des chromosomes du Lapin* (Arch. de Biol., t. XVI, 1899, p. 685-707, pl. XXIX).

est d'abord considérable et quelconque, puis variable dans certaines limites, enfin, il se réduit et devient fixe. On remarquera d'ailleurs que les cellules germes étant, par leur nature même, des cellules indifférenciées échappent, quant à leur constitution générale, à toute adaptation et qu'il n'est pas étonnant dès lors que, même chez des formes organiques supérieures, elles puissent sinon conserver, du moins revenir à un état tout à fait primitif. La fixité du nombre des chromosomes, liée à la réduction de leur nombre qui peut descendre à quatre ou même à deux (variétés bivalente et monovalente de l'*Ascaris megalocephala*), est non pas un phénomène primitif, mais un résultat acquis et fixé par l'hérédité sous sa forme tachygénétique. Il est évident d'ailleurs que les substances constituant le ruban chromatique sous ses états divers et celles qui forment le cytosarque, en raison même de l'individualité qu'elles conservent et de ce qu'elles sont les unes et les autres vivantes, doivent être considérées comme étant à l'état de symbiose. Dans les éléments anatomiques où leurs relations n'ont pas été fixées d'une façon absolue par l'ensemble de causes que, dans notre ignorance actuelle, nous comprenons sous la dénomination d'hérédité, une foule de circonstances pouvant favoriser l'évolution de l'une ou de l'autre de ces catégories de substances, augmenter ou diminuer, par exemple, le nombre des chromosomes, faciliter leur dédoublement ou l'enrayer, sans que pour cela les propriétés fondamentales du plastide soient modifiées. Ainsi s'explique que dans plusieurs espèces, le nombre des chromosomes puisse être indifféremment n ou $2n$, par exemple 84 ou 168 chez l'*Artemia salina*, 2 ou 4 chez l'*Ascaris megalocephala*. L'existence dans une même espèce de deux variétés l'une à n, l'autre à $2n$ chromosomes, n'a rien à faire avec la réduction chromatique constante que l'on observe dans les cellules sexuelles de tous les organismes ; mais les remarques que nous venons de faire n'en trouveront pas moins leur application plus loin quand nous aurons à nous occuper de l'origine et des propriétés de ces cellules.

Si la tachygénèse fait sentir son action dans la constitution des éléments anatomiques tels que nous les connaissons, elle intervient aussi dans leur mode de multiplication. D'après ce que nous venons de dire de la symbiose des substances nucléaires et des substances du cytosarque, il est bien possible qu'à l'origine, les premières se soient multipliées à l'intérieur des secondes sans entraîner la séparation de la masse en plastides distincts innucléés et en constituant ce que les botanistes nomment des plasmodes; beaucoup d'Algues (Siphonées) et de Champignons (plasmodes des Myxomycètes) et même certains Protozoaires (Foraminifères) semblent être demeurés à cet état primitif. Mais la bipartition simultanée du noyau et du cytosarque est le procédé constant à l'aide duquel s'édifie, au moins à partir d'un stade très précoce, le corps de tous les organismes. Lorsqu'un autre mode de formation des éléments apparaît chez eux, comme c'est le cas pour les noyaux du sac embryonnaire des Phanérogames, pour la segmentation du vitellus des Arthropodes, il ne saurait plus être question de la répétition par l'embryogénie d'un état primitif, mais d'une simulation de cet état, momentanément réalisée par suite d'une division particulièrement rapide, et par conséquent tachygénétique, des noyaux, conduisant, soit à la production simultanée d'un grand nombre de plastides, soit, comme c'est le cas pour les muscles striés à une rapide et haute différenciation du cytosarque du plastide. Ce phénomène peut se présenter aussi bien chez les plastides isolés que chez les plastides associés. C'est ainsi que les *Actinosphærium* parmi les Héliozoaires, de nombreux Radiolaires, les *Opalina* parmi les Infusoires où la scissiparité par bipartition est la règle, sont plurinucléés et qu'une division rapide des noyaux suivie de la formation simultanée d'un grand nombre de spores est substituée à la scissiparité par bipartition chez l'*Holophrya (Ichthyophthirius) multifiliis*. La division précoce des noyaux est également accompagnée en même temps de la production rapide des Spores chez les Radiolaires; le cas de la *Salinella* d'abord uninucléée et

unicellulaire qui, sans changer de forme, devient plurinucléée, puis pluricellulaire rentre manifestement dans les effets ordinaires de la tachygénèse.

Ces effets se manifestent d'une façon particulièrement féconde en conséquences chez les Sporozoaires de l'ordre des Coccidies et de l'ordre des Hémosporidies. Ces Protozoaires parasites, pendant une partie de leur existence tout au moins, des éléments anatomiques, présentent deux cycles évolutifs, correspondant, en général, l'un à la multiplication du parasite dans son hôte, dont il arrive ainsi à infecter un nombre de plus en plus grand de cellules, l'autre, à la propagation du parasite d'un hôte à un autre. On ne saurait invoquer ici, bien entendu, aucune prédestination, mais simplement une adaptation à des conditions d'existence déterminées de phénomènes d'un ordre plus général, correspondant aux différents modes de nutrition et de multiplication dont un plastide, quel qu'il soit, est susceptible. L'histoire des Volvocinées nous montre effectivement des faits analogues à ceux que nous offrent les Sporozoaires, mais qui sont chez ces algues libres et nageuses dégagés de tout parasitisme, de toute migration, de toute affectation à des modes spéciaux d'existence.

Chez les Sporozoaires, on voit donc, dans un premier cycle, le plastide primitivement unique qui constitue le parasite, se multiplier d'abord simplement en divisant son noyau un grand nombre de fois, après quoi son cytosarque se segmente en autant de fragments qu'il s'est formé de noyaux. Chaque fragment emporte un noyau et constitue ainsi un jeune Sporozoaire, qui gagne une autre cellule.

Ce mode de multiplication, d'après ce que nous avons dit des Infusoires, est déjà tachygénétique. Le Sporozoaire se multiplie ainsi un certain nombre de fois, il est alors à l'état de *Schizonte*. Mais l'évolution du Schizonte suit, à partir d'un certain moment ou dans des circonstances déterminées, une autre direction. Au lieu de se diviser, le noyau semble s'employer à l'alimentation du cytosarque qui gros-

sit beaucoup et dans lequel s'accumulent des réserves très apparentes sous forme de granulations.

A ce travail, le noyau use une partie de sa chromatine qui est éliminée. Au contraire, la division des noyaux s'accélère chez d'autres Schizontes lorsqu'ils sont arrivés à l'état adulte; ceux-là n'accumulent pas de réserves, et il semble même que l'active division de leurs noyaux ait eu lieu aux dépens de la vitalité du cytosarque, car les noyaux se portent à la périphérie du plastide, s'y entourent d'une mince couche de protoplasma, tandis qu'au centre demeure une masse résiduelle de cytosarque qui ne tarde pas à se dissoudre. Les petits éléments, souvent pourvus d'un fouet vibratile, qui se sont ainsi formés, deviennent libres. Il est probable qu'à la suite de la division répétée du noyau primitif, ils ne contiennent qu'une quantité de chromatine, et peut-être de cytosarque, trop faible pour pouvoir s'alimenter par eux-mêmes.

Ces éléments se distinguent par une suractivité des substances nucléaires qui épuisent le cytosarque; les premiers sont, au contraire, caractérisés par la paresse du noyau qui s'use à fabriquer des réserves qu'il n'utilise pas (1) ; il se crée ainsi deux états pour ainsi dire complémentaires, mais également incapables de continuer à évoluer isolément.

L'union des deux sortes d'éléments reconstitue un élément non seulement complet, au point de vue de la quantité de chromatine, mais pourvu de réserves lui permettant de résister à des circonstances défavorables, qui auraient été fatales aux éléments normaux, et qui est, par conséquent, tout à fait apte à franchir, soit par lui-même, soit par des produits de sa division, l'étape par laquelle se fait la contamination d'un autre individu. On considère généralement comme un

(1) On peut également admettre que le noyau usé ne fonctionne plus et laisse s'accumuler dans le cytosarque des réserves qu'à l'état jeune il détournait à son profit; il y aurait lieu d'examiner soigneusement les deux alternatives.

œuf le gros élément pourvu de réserves, comme des *spermatozoïdes*, les petits éléments mobiles ; l'union des deux éléments est regardée comme une *fécondation* suivie de *reproduction sexuelle*. L'emploi de ces termes est sans doute ici prématuré. Pour obtenir l'élément mobile du Sporozoaire, il a suffi d'accélérer la division déjà rapide des noyaux du Schizonte ; les vrais spermatozoïdes des animaux supérieurs ont été obtenus par une autre voie ; mais tout ce que nous venons de dire est une préparation naturelle à la solution de cette question, si mystérieuse pendant longtemps, de l'origine des éléments sexuels et de celle des sexes.

C'est un fait qui semble aujourd'hui bien acquis que l'œuf d'une part, le spermatozoïde de l'autre procèdent des éléments reproducteurs asexués que l'on observe si fréquemment dans les formes inférieures des deux règnes et dont les spores des Algues et des Champignons, les œufs parthénogénétiques des Rotifères, des Diptères, des Pucerons sont le type. Dans la série de ces éléments, on trouve des transitions graduées soit vers le gamète femelle, soit vers le gamète mâle, ces formes gardant également d'ailleurs leur faculté reproductrice. Chez les animaux, on n'observe pas comme chez les Champignons et chez les Algues, de termes intermédiaires entre l'isogamie la plus complète et l'hétérogamie la plus caractérisée. Même chez ceux qui sont le moins élevés en organisation, l'hétérogamie est presque la règle générale.

Il est de plus bien établi qu'au moment de leur union l'œuf et le spermatozoïde sont morphologiquement équivalents. Ils diffèrent cependant relativement l'un de l'autre par quelques propriétés essentielles.

L'œuf est de grande taille, immobile, pourvu d'un plasma volumineux, riche en matériaux nutritifs.

Le spermatozoïde est petit, mobile ; et son protoplasma est presque réduit à un flagellum vibrant.

Comment ces différences ont-elles été réalisées ?

De nombreuses recherches, parmi lesquelles celles de

M. Maupas (1) sur les Infusoires ciliés, ont établi que le noyau jouait un rôle des plus importants dans la nutrition des plastides et dans la formation des réserves qu'ils accumulent dans leur cytosarque, mais qu'il s'usait dans cette opération à ce point qu'il doit être périodiquement remplacé chez ces animaux. Cette usure qui porte principalement sur la chromatine, est manifeste chez les éléments reproducteurs qui emmagasinent des réserves et qui se modifient graduellement jusqu'à devenir des gamètes femelles, mais elle atteint divers degrés. Tant qu'elle est faible, l'élément conserve toute sa chromatine usée ou non, et demeure susceptible de développement sans fécondation; c'est un œuf parthénogénétique. Lorsqu'elle atteint un certain degré, la chromatine de l'élément reproducteur est éliminée par deux divisions de son noyau, dont l'une a lieu après dédoublement des chromosomes dont le nombre n'est pas diminué, tandis que l'autre aboutit à l'expulsion de la moitié des chromosomes; dans les deux cas, une certaine quantité de cytoplasme accompagne les chromosomes expulsés de l'élément qui devient l'œuf prêt pour la fécondation; mais ce cytosarque et ses chromosomes demeurent inertes et constituent les *globules polaires*. Ces globules se forment, comme on sait, par les processus ordinaires de la division indirecte (2).

Ceci posé, il est de règle que lorsqu'un phénomène se produit dans un organisme sous l'action de causes déterminées, l'hérédité, chez un certain nombre de ces organismes, tend à réaliser ce même phénomène, indépen-

(1) E. Maupas, *Le rajeunissement caryogamique chez les Ciliés* (Arch. de Zool. expérim. et gén., 2e série, t. VII, 1889, p. 149-517, 15 pl.).

(2) H. Winiwarter [*Le corpuscule intermédiaire et le nombre des chromosomes du Lapin* (Arch. de biol., t. XVI, 1899, p. 685-707, pl. XXIX)] a constaté récemment que, chez le Lapin, le nombre des chromosomes des cellules somatiques est variable et est en moyenne de 42, qu'il peut s'élever à 80, tandis que dans les cellules sexuelles parvenant à maturité il est de 20 à 24; dans les cellules sexuelles réduites, de 12 à 14. Il est fort possible que le cas ne soit pas isolé et que le nombre des chromosomes et leur proportion relative dans les cellules sexuelles et dans les cellules somatiques n'aient pas la fixité qu'on leur a attribuée jusqu'ici, par suite d'une généralisation trop hâtive, si fréquente dans les sciences d'observation.

damment de ces causes et de plus en plus tôt; c'est l'essence même du phénomène de la tachygénèse. Tandis que les éléments accumulateurs de réserve acquéraient peu à peu la faculté d'expulser d'une façon déterminée leur chromatine usée, les processus de cette expulsion devaient, par hérédité tachygénétique, se produire de plus en plus tôt sur un certain nombre d'éléments et indépendamment de l'usure de leur chromatine. Des éléments, identiques à celui qui constitue l'œuf fécondable après expulsion de sa chromatine, ont dû, par conséquent, subir la division qui amène cette expulsion dans les formes mêmes où elle se produit pour le cas de l'œuf, leur chromatine demeurant tout à fait intacte. Mais, dans ce cas, les éléments résultant de la première division sont exactement équivalents entre eux et à l'élément d'où ils dérivent, au lieu de contenir l'un de la chromatine usée, l'autre de la chromatine neuve. Ils sont donc également susceptibles de se diviser, s'ils le font suivant le mode qui amène la diminution de moitié du nombre de leurs chromosomes; on a ainsi quatre éléments ayant subi chacun la réduction chromatique, mais équivalents entre eux; la réduction de nombre de leurs chromosomes ne permet pas leur alimentation, ils restent donc petits; ces éléments *prévus par la théorie de la tachygénèse* ne sont pas autre chose que les *spermatozoïdes*. Dépourvus de réserve et incapables d'en produire, affamés en quelque sorte (1), ils sont par simple chimiotactisme entraînés vers le gamète femelle, affecté comme eux de réduction chromatique, mais bourré de réserves. Ils s'y alimentent, mais apportent avec eux la quantité de chromatine nécessaire pour constituer un élément complet : l'*œuf fécondé*, qui entre aussitôt en évolution.

(1) Max Verworn [*Die physiologische Bedeutung des Zellkerns* (Pflüger's Archiv, Bd LI, 1891, p. 1-118, 6 pl.)] arrive à une interprétation analogue : il considère le fragment d'ovule énucléé comme dévoré par le spermatozoïde qui le pénètre. Pour lui, ce n'est pas un œuf fécondé dépourvu de noyau que le résultat de la fusion de ces deux éléments, c'est un spermatozoïde colossalement agrandi. Le développement serait, dans ce cas, une manière de parthénogénèse (?) mâle, si toutefois ces deux mots pouvaient s'associer.

Ainsi la tachygénèse non seulement explique la genèse des éléments sexués, mais aussi celle de la fécondation dont elle donne la raison d'être.

Mais les choses ne se passent ainsi que lorsque la chromatine de l'élément femelle a été réduite à de trop faibles proportions pour continuer à présider à l'accumulation des réserves dans l'œuf.

Ivanzoff (1) a constaté chez divers Échinodermes (*Holothuria tubulosa*, *Sphærechinus granularis*, *Strongylocentrotus lividus*), que l'œuf, non encore parvenu à l'état de maturité, englobe, à l'aide de pseudopodes, des spermatozoïdes qu'il digère. Lorsque, à un moment donné, l'œuf est rassasié, la formation des pseudopodes s'arrête; mais, quelque temps après, l'ingestion de cellules mâles peut encore se produire. Les têtes des spermatozoïdes qui se sont ainsi introduits dans l'œuf, pénètrent jusque dans la vésicule germinative, et s'y décomposent en granules qui ne se distinguent plus de ceux du réseau nucléaire préexistant. L'œuf par ce procédé s'enrichit surtout en chromatine.

Les observations de L. F. Henneguy (2), sur le *Distomum hepaticum*, sont aussi démonstratives. Lorsque l'œuf est constitué, il est entouré par un certain nombre de cellules vitellines et par des spermatozoïdes emprisonnés entre celles-ci au moment de la formation de la coque. Les spermatozoïdes intra et extraovulaires disparaissent au bout de peu de temps; ils sont pris par les cellules vitellines qui les digèrent. L'auteur a pu les retrouver dans certaines de ces cellules; mais la digestion doit s'accomplir rapidement, car, malgré le nombre considérable de spermatozoïdes englobés dans l'œuf, il n'y a qu'un petit nombre de cellules vitellines dans lesquelles il est possible de distinguer des traces reconnaissables d'éléments mâles.

(1) N. Ivanzoff, *Ueber die physiologische Bedeutung des Processes der Eireifung* (Bull. de la Soc. des Naturalistes de Moscou, t. XI, 1898, p. 355-367, pl. VIII).

(2) L.-F. Henneguy, *Sur la formation de l'œuf, la maturation et la fécondation de l'oocyte chez le Distomum hepaticum* (C. R. de l'Acad. des Sciences, t. CXXXIV, 1902).

Il résulte donc des observations d'Ivanzoff et d'Henneguy, que dans la cellule ovulaire, tant que la chromatine active est en quantité insuffisante, l'œuf assimile tous les éléments qui pénètrent à son intérieur et les utilise à son profit, que ce soient des ovules abortifs ou des spermatozoïdes. La chromatine apportée par le spermatozoïde s'ajoute purement et simplement à la chromatine active qui reste après l'élimination qu'entraîne la formation des globules polaires. C'est seulement quand la chromatine active a été usée en partie par le travail de la constitution des réserves et est dès lors en quantité insuffisante, que ce processus s'arrête et est remplacé par un autre. La fécondation prend la place de la *digestion intracellulaire*.

Inversement, quand le spermatozoïde est mis en présence d'un vitellus préalablement débarrassé de toute chromatine concurrente, comme dans les expériences de mérogonie, la chromatine du spermatozoïde, insuffisante d'abord pour permettre le développement, se nourrit aux dépens des matériaux accumulés dans l'œuf et arrive à être en quantité suffisante pour assurer le développement; ne s'étant pas usée à accumuler des réserves, elle peut subvenir au développement de l'œuf en embryon, comme dans le cas où elle s'ajoutait à la chromatine de la vésicule germinative.

Ces faits de mérogonie prouvent simplement, au contraire, qu'il n'y a pas de chromatine mâle et de chromatine femelle, mais simplement de la chromatine qui, pour présider à l'évolution d'une masse protoplasmique, doit être avec elle dans des proportions données. La transformation de l'œuf en spermatozoïde est d'ailleurs établie d'une indiscutable façon par les belles recherches de Maupas sur les modifications que subit le mode de reproduction chez les Nématodes libres (1). Maupas a constaté effectivement que chez les femelles de certaines espèces de ces animaux l'ovaire, avant de donner des œufs, commence par pro-

(1) C. Maupas, *Modes et formes de reproduction des Nématodes* (Archives de Zoologie expérimentale, 3e série, t. VIII, 1900, p. 462-624, pl. XVI-XXVI).

duire des spermatozoïdes ; ces spermatozoïdes résultent tout simplement de la division en quatre des cellules qui dans les autres espèces se transforment directement en œuf et ne diffèrent en rien de celles qui deviendront aussi plus tard des œufs chez les mêmes individus. Ces spermatozoïdes fécondent réellement les œufs qui pour arriver au dehors doivent passer au milieu de leur masse. Dans les espèces dont les femelles sont ainsi devenues hermaphrodites, les mâles ne disparaissent pas ; mais issus d'œufs qui ont été fécondés par des spermatozoïdes qu'on pourrait en quelque sorte appeler des « spermatozoïdes féminins », ils ont perdu tout appétit sexuel et ne fécondent plus les œufs. Dans quelques espèces, ils deviennent très rares ; dans d'autres, ils font totalement défaut et l'on trouve enfin des espèces où les femelles ne produisent plus des œufs et des spermatozoïdes, mais simplement des œufs parthénogénétiques. Il serait intéressant de rechercher si ces femelles ne procèdent pas d'une extension à toute la glande du processus qui a donné naissance à l'hermaphrodisme, auquel cas on serait en présence d'une sorte de mérogonie naturelle.

Il y a un tel parallélisme entre les faits si bien sériés et expliqués par M. Maupas chez les Nématodes et ceux que l'on connaît depuis longtemps chez les Cirrhipèdes qu'on ne peut douter que ces Crustacés hermaphrodites, mais pourvus de mâles complémentaires, ont subi les mêmes transformations que les Nématodes libres. La parthénogénèse de divers Phasmides dont les mâles sont extrêmement rares (*Leptynien*) a vraisemblablement la même origine. Quoi qu'il en soit, le fait que le spermatozoïde descend de l'œuf et en est le résultat, malgré ce que cette proposition présente au premier abord de paradoxal, peut être considéré d'ores et déjà comme établi par l'observation.

Ce fait est capital et ouvre la voie aux recherches qui pourraient être entreprises relativement à l'origine des sexes. Il est clair, en effet, qu'en passant de la vie parasitaire à la vie libre, les Nématodes ont passé des conditions d'alimentation

des plus favorables à des conditions d'alimentation pénible. L'organisme des femelles particulièrement apte à accumuler des réserves a résisté au choc, mais s'est rapproché du sexe mâle; celui-ci, relativement inapte aux réserves, a d'abord fléchi, puis succombé. Or, les Cirrhipèdes, en passant de la vie libre à la vie fixée, ont subi un préjudice alimentaire analogue; de dioïques qu'ils étaient d'abord, ils sont devenus hermaphrodites; il en est de même des Tuniciers qui sont fixés. On peut dire qu'en émigrant de la mer dans les eaux douces les Vers annelés, les Mollusques gastéropodes ont subi eux aussi une réduction alimentaire importante: ils sont hermaphrodites. Les Sangsues ne sont hermaphrodites que parce qu'elles descendent des Lombrics, et les Vers plats parce qu'ils dérivent des Sangsues. Les Gastéropodes opisthobranches marins pourraient bien n'être, eux aussi, que des descendants des Pulmonés; ce sont en tout cas des Mollusques de rivage. Ainsi l'hermaphrodisme apparaît sous un jour nouveau, non comme un phénomène primitif, mais comme le résultat d'une diminution dans la richesse d'alimentation. Or, cette conclusion s'étend aux conditions de la formation des éléments mâles, puisque l'hermaphrodisme résulte justement de leur substitution partielle à des éléments primitivement femelles. Le sexe mâle semble donc résulter des conditions d'alimentation restreinte, tandis que la pléthore favorise l'apparition du sexe femelle. Ces conclusions sont parfaitement en accord avec ce que nous savons de la différence entre l'élément mâle et l'élément femelle (1).

(1) Quant aux questions de l'origine et de la détermination du sexe, elles ont suscité un nombre considérable de travaux. L'état actuel de nos connaissances à ce sujet se trouve développé dans les ouvrages suivants:

1° O. Taschenberg, *Historische Entwicklung der Lehre von der Parthenogenesis* (Abhandl. der Naturf. Gesellschafft zu Halle, Bd XVII, 1892, p. 365-454), qui contient un exposé très documenté de l'histoire des recherches se rapportant à la parthénogenèse chez les animaux; un appendice donne l'indication des principaux ouvrages relatifs à la parthénogénèse chez les plantes;

2° L. Cuénot, *Sur la détermination du sexe chez les animaux* (Bull. scient.

Les éléments génitaux ne sont pas d'ailleurs aussi nettement caractérisés par rapport aux autres, ne constituent pas un type si spécial et si absolu qu'on l'imagine d'habitude. Le fait que jusqu'à un certain degré les blastomères sont susceptibles d'évoluer en organismes identiques, sauf la taille, à ceux que l'œuf produit normalement est, à cet égard, particulièremeut instructif si on cherche à en tirer toutes les conclusions qu'il comporte.

Dans les expériences d'isolement des blastomères, ceux-ci, une fois isolés, n'avaient aucun moyen de se nourrir, de reprendre par conséquent le volume d'un œuf: ils produisent effectivement des embryons de dimensions moindres que l'œuf lui-même, d'autant plus réduits que le stade de segmentation auquel ils correspondent est plus avancé. Les choses ne vont jamais très loin d'ailleurs, parce que la différenciation des éléments ou de leurs diverses parties marche de pair avec la segmentation, et que, très vite, les blastomères perdent cet état primitif qui leur permet de fonctionner comme les œufs. Il paraît vraisemblable que si, à chaque segmentation nouvelle, on pouvait isoler les blastomères tout en les nourrissant, à la fois indifférenciés et alimentés, ils conserveraient jusqu'à un stade avancé la faculté de se développer en embryons sans fécondation. Toutefois, la chromatine s'usant peu à peu dans le travail d'alimentation, le moment arriverait sans doute où elle serait en quantité trop réduite pour diriger l'évolution des blastomères substitués à l'œuf, et où cette évolution ne serait assurée que par l'introduction dans le blastomère

de la France et de la Belgique, t. XXXII, 5e série, vol. I, 1899, p. 462-535); avec une bibliographie presque toute entière de « première main », ce mémoire renferme une étude critique des expériences et des observations relatives : 1° aux formes parthénogénétiques; 2° aux formes à fécondation obligatoire; dans la 3e partie qui contient l'exposé général de la question, l'auteur conclut à une *détermination très précoce* du sexe qui se trouve fixé *au plus tard* quand l'œuf est fécondé;

3° P. Stephan, *De l'hermaphrodisme chez les Vertébrés* (Ann. de la Faculté des sciences de Marseille, t. XII, fasc. 2, 1901, p. 23-157, 1 pl.).

d'une certaine proportion de chromatine, ce qui est le propre de la fécondation.

Or, il paraît aujourd'hui très fréquent que, de très bonne heure, dans un embryon en voie de développement, des blastomères s'isolent à des périodes variables de la segmentation, se répandent dans toutes les parties du corps constituant des *cellules germinatrices*, qui jettent plus tard les fondements des glandes génitales. Ces cellules germinatrices sont des blastomères indifférenciés et alimentés, d'un ordre plus ou moins avancé; ils ont par conséquent conservé, dans une certaine mesure, la faculté d'évoluer spontanément, quand ils sont placés dans des conditions propices; il n'y a pas de raison pour qu'ils l'aient totalement perdue quand ils arrivent aux glandes génitales : il est donc tout naturel qu'ils constituent, au moins quand la séparation a été précoce, ce qu'on appelle, un peu à tort, les *œufs parthénogénétiques*, et on doit trouver tous les stades entre les œufs parthénogénétiques et les véritables œufs incapables, quoi qu'on fasse, d'évoluer sans fécondation.

Si l'on s'en tient à ce que l'on sait de plus précis sur ce sujet, à l'heure actuelle, la faculté d'évoluer dépend de la proportion qui existe, dans le plastide générateur, entre une chromatine d'une certaine qualité et le cytosarque du plastide ; mais la chromatine n'est pas dans un élément en proportion invariable, elle se nourrit comme lui, en symbiose avec le cytosarque, soit en concurrence avec lui, soit peut-être même à ses dépens. Jusqu'à un certain moment, des circonstances déterminées pourront favoriser le pouvoir nutritif de la chromatine, permettre à l'œuf arrivé, pour ainsi dire, à un état d'équilibre instable, de redevenir parthénogénétique, d'évoluer sans le secours du spermatozoïde, ce qu'il n'aurait pas fait naturellement. Ainsi s'explique que quelques espèces d'animaux soient parthénogénétiques dans certaines localités, non dans certaines autres, que la température puisse jouer un rôle dans le

déterminisme parthénogénétique pendant la période de maturation de l'œuf, comme le pense Viguier (1), et que l'intervention de substances chimiques particulières, comme l'ont vu Lœb, O. et R. Hertwig, Morgan, Delage, Viguier (2), Giard, etc., détermine une évolution parthénogénétique qui puisse s'étendre à tous les œufs soumis à leur action.

Tous ces phénomènes prennent une clarté inattendue, si l'on se débarrasse des idées de prédestination de l'œuf et du spermatozoïde, de la sexualité de la chromatine, qui ont tout obscurci, et si l'on se borne à considérer les éléments génitaux comme des cellules ordinaires dont la chromatine a été réduite pour les causes que nous avons indiquées plus haut.

Une des manifestations de cet équilibre instable est le cas où des animaux parthénogénétiques soumis à une action excitante comme celle de la chaleur ne produisent plus que des œufs susceptibles de fournir des mâles, des œufs arrhénotoques, ainsi que Maupas l'a observé chez les Rotifères (3), phénomène qui est fixé chez les Abeilles et divers autres Hyménoptères. Dans les deux cas, les œufs ne redeviennent susceptibles de produire des individus parthénogénétiques ordinaires, ou des femelles, que par l'addition de chromatine qu'apporte avec lui le spermatozoïde.

C'est, d'autre part, à l'absence de toute concurrence de la part de la chromatine de la vésicule germinative, que le spermatozoïde, composé de chromatine toute neuve et active, doit de pouvoir s'alimenter dans les œufs énucléés

(1) C. Viguier, *Nouvelles observations sur la parthénogénèse des Oursins* (C. R. Ac. des Sciences, séance du 10 juin 1901).

(2) C. Viguier [*Fécondation chimique ou parthénogénèse* (Ann. des Sc. natur., Zool., 7e série, t. XII, 1901, p. 87-138)] a donné, sous une forme très intéressante, l'exposé critique de ces expériences de fécondation chimique.

(3) Le fait a été contesté par J. Nussbaum [*Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta* (Arch. für mikrosk. Anat., Bd XLIX, 1897, p. 227-308)], mais affirmé à nouveau par Maupas.

comme l'ont vu Rostafinski (1), Boveri (2), Delage (3), la chromatine dont il est essentiellement formé demeurant assez abondante pour diriger l'évolution de l'œuf ainsi reconstitué. Étant donné l'équivalence primitive des deux gamètes, l'origine du spermatozoïde telle que nous l'avons expliquée, la substitution de la chromatine spermatique à la chromatine ovulaire est un phénomène que la théorie prévoyait d'avance et pour lequel il n'est pas nécessaire de créer des noms nouveaux comme ceux de *parthénogénèse mâle* ou d'*éphébogénèse*, dont l'allure paradoxale est de nature à séduire les esprits que frappe le merveilleux, mais dont le moindre défaut est de supposer entre la chromatine des deux éléments sexuels une sorte d'opposition qui a justement compliqué tous les problèmes.

(1) A. Giard rappelle [*Pour l'histoire de la mérogonie* (C. R. de la Soc. de Biol., 1901, p. 875-877)] que le premier naturaliste qui réalisa des expériences de mérogonie est le professeur Rostafinski (de Cracovie), qui en 1877 pratiqua avec succès la fécondation de fragments énucléés d'ovules de Fucacées.

(2) Th. Boveri, *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften* (Sitzungsber. Gesellsch. für Morphol. und Physiol., München, July 1889). — *Merogonie* (Y. Delage) *und Ephebogenesis* (B. Rawitz), *neue Namen für eine alte Sache* (Anat. Anzeiger, Bd XIX, 1901, p. 156-172).

(3) Y. Delage, *Études sur la mérogonie* (Arch. de Zool. expérim. et gén., 3e série, t. VII, 1899, p. 383-417, 11 fig.). — *Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique et sur une théorie nouvelle de la fécondation normale* (Id., p. 511-517). — *Noms nouveaux pour des choses anciennes* (Id., 3e série, t. IX, n° 3, VI, p. XXXIII-XXXIX). — *Les théories de la fécondation* (Verhandl. des V. intern. Zool.— Congr. zu Berlin, 1901, Jena, 1902, p. 121-140).

CONCLUSION

Les faits que nous venons de passer en revue ne sont qu'une sorte de sélection parmi ceux, en nombre considérable, qui se rattachent à la tachygénèse. Ils suffisent pour établir l'importance fondamentale de ce phénomène, dont il convient maintenant de fixer en peu de mots la signification et de mettre en relief les conséquences.

I. **Hérédité et tachygénèse.** — Dans le langage courant des naturalistes, le mot *hérédité* est pris habituellement dans le sens *statique*. C'est l'expression de ce fait que *les êtres vivants reproduisent en général les traits de leurs parents.* Mais le mot a également un sens *dynamique* dans lequel il a été surtout employé au cours de ce travail et, dans ce sens (Voy. p. 151) *l'hérédité est la propriété que possèdent les substances protoplasmiques des éléments reproducteurs, de se substituer aux causes de modification qui ont agi sur les ancêtres de l'organisme auquel ces éléments appartiennent, de manière à reproduire, en l'absence de ces causes, les caractères qui leur sont dus.*

A moins de tomber dans la métaphysique, on est bien forcé d'admettre, jusqu'à preuve du contraire, qu'à partir de la constitution des premiers plastides analogues à ceux qui subsistent aujourd'hui, les caractères de tous les êtres vivants ont été graduellement acquis par le seul exercice des propriétés de ces éléments, réglé par un ensemble de conditions extérieures relevant du domaine de la physique et de la chimie.

S'il a fallu de longs siècles pour les réaliser tour à tour chez les êtres appartenant à une même série généalogique, il ne faut plus aux éléments reproducteurs que quelques

semaines pour les reconstituer : l'hérédité ne peut donc fonctionner qu'en abrégeant singulièrement les phases de production et de transformation de ces caractères. Cela revient à dire que la *tachygénèse est le mode nécessaire de fonctionnement de l'hérédité*, ce mot étant pris au sens dynamique, on peut exprimer encore la même idée en disant que la *tachygénèse est une propriété essentielle de l'hérédité*. Les êtres vivants se modifiant sans cesse par suite du fonctionnement même de leur organisme dans des conditions variables, le nombre de caractères que doit transmettre l'hérédité va sans cesse croissant ; le temps accordé à la réalisation, à la période d'état et à la transformation de chacun de ceux qui ne sont pas permanents, va lui-même en se raccourcissant, et il se produit finalement un véritable « *télescopage* » des caractères ; l'hérédité, par cela seul qu'elle est essentiellement tachygénétique, au lieu de conserver à l'état de pureté la longue série des portraits ancestraux, est une cause incessante d'altération de ces portraits, dont les plus essentiels sont seuls à peu près reproduits. C'est la raison du peu d'importance qu'il convient d'attacher aux processus de l'embryogénie et aux caractères des embryons, quand ils sont en désaccord avec les données positives que fournit l'anatomie comparée.

Toutefois les déformations tachygénétiques de l'embryogénie ne sont pas quelconques. D'une part, elles se produisent dans un ordre déterminé pour chaque série, et c'est ce qui permet d'utiliser parfois les caractères embryogéniques pour la classification, comme l'ont fait d'une manière heureuse les botanistes, lorsqu'ils ont établi les embranchements des Cryptogames vasculaires, des Gymnospermes et des Angiospermes, comme peuvent le faire les zoologistes lorsque, parmi les Vertébrés aptes à la marche, ils distinguent des Anallantoïdiens et des Allantoïdiens.

D'autre part, les processus embryogéniques, en se modifiant tachygénétiquement, forment à leur tour une série continue dans laquelle ils sont dans les relations de cause à

effet. Il n'est pas permis scientifiquement de les exposer dans un autre ordre que celui de leur réalisation successive, qui, seul, conduit à mettre en évidence les lois et leurs transformations, c'est-à-dire sans prendre pour point de départ et terme constant de comparaison, ce que nous avons appelé *l'embryogénie normale* ou *patrogénique*. *La considération de la tachygénèse fournit donc à l'embryogénie comparée les bases d'une méthode scientifique et explicative de groupement des faits qu'elle étudie.*

II. **La tachygénèse et la méthode scientifique de l'embryologie comparée.** — La considération de la tachygénèse indique également l'ordre dans lequel doivent être entreprises les recherches d'ontogénie spéciale pour amener à un résultat utile. Les monographies ontogéniques faites au hasard des rencontres exposent, nous l'avons vu, aux plus graves erreurs si l'on ne prend soin, avant toute critique, avant toute comparaison, de bien établir la place des êtres qui en font l'objet dans la série généalogique à laquelle ils appartiennent. Ces séries résultent de l'évolution graduelle des formes adultes qui se sont transformées successivement les unes dans les autres, par des procédés tout d'abord exclusivement physiologiques. L'anatomie comparée ou plus généralement la morphologie comparée des formes actuelles est donc la seule base sur laquelle doivent être établies les séries que reproduisent succinctement les ontogénies patrogéniques. Ces embryogénies patrogéniques copient sensiblement tout d'abord les procédés physiologiques qui leur ont donné naissance; dans ce cas la raison d'être et le mode de succession des phénomènes ontogéniques s'expliquent, pour ainsi dire, d'eux-mêmes ; dans chaque série, ce sont donc celles qu'il faut d'abord soigneusement établir, en comparant leurs processus aux processus physiologiques qui ont amené la transformation graduelle des formes adultes, et ces ontogénies doivent être étudiées tout d'abord dans l'ordre généalogique des formes adultes, de manière à faire ressortir la succession des processus évolutifs patro-

géniques et de déterminer leurs rapports avec les processus physiologiques d'évolution qui leur ont donné naissance. On doit ensuite leur comparer les diverses tachygénies, de manière à déterminer les étapes successives de leur accélération et à en déduire les lois. Tout devient alors clair, précis, méthodique, et bientôt les explications ressortent d'elles-mêmes; il devient possible de prévoir au delà des phénomènes comme des phénomènes nouveaux. Tout, au contraire, est obscurité et mystère, si l'on prend arbitrairement comme point de départ une monographie ontogénique quelconque et si l'on cherche à y ramener les autres suivant les fantaisies de son esprit.

C'est ainsi qu'une étude même très approfondie des métamorphoses des Insectes à transformation rapide conduit presque nécessairement, si elle n'est accompagnée de la critique sévère que nous venons d'indiquer, à prendre comme des phénomènes d'ordre général, des phénomènes tout à fait spéciaux aux animaux qui les présentent, dus simplement à une transformation accélératrice des phénomènes normaux, mais totalement incompréhensibles si l'on n'a pas pris soin d'avance de déterminer ceux-ci.

Rien ne subsiste, au contraire, d'inintelligible ou d'obscur quand on s'élève graduellement des phénomènes de transformation chez les Insectes à métamorphoses lentes et incomplètes, à ceux que présentent les Insectes à métamorphoses rapides et complètes.

III. **Le paradoxe armozogénique.** — L'histoire de ces métamorphoses, coordonnée comme nous venons de l'expliquer, au lieu de demeurer un simple mystère, devient, au contraire, susceptible de projeter quelque lumière sur certaines façons d'agir demeurées très obscures de l'hérédité, par exemple, sur ce fait inexplicable au premier abord, auquel on peut donner le nom de *paradoxe armozogénique*, que les déformations embryonnaires ou larvaires dues à l'adaptation ne semblent influer en rien sur l'évolution ultérieure de l'embryon. A mesure que ces déformations se produi-

sent, des éléments sont mis en réserve, à une période de plus en plus précoce du développement, et finissent par constituer les disques invaginaux des Némertes et des Insectes à métamorphoses complètes.

Les éléments qui constituent ces disques, mis à l'abri de toute action modificatrice alors qu'ils sont encore indifférenciés, gardant par conséquent la seule empreinte héréditaire, doivent naturellement reconstituer les régions du corps de l'animal adulte auxquelles ils correspondent, comme le font les blastomères des Salpes isolés parmi les éléments constitutifs de l'embryon précurseur des Salpes. Il n'est pas nécessaire pour cela que ces éléments indifférenciés soient groupés en histoblastes, il suffit qu'ils existent disséminés d'une façon quelconque pour que la forme adulte soit finalement réalisée, quelles que soient les voies divergentes dans lesquelles s'engage momentanément l'embryon.

IV. Hérédité conservatrice et hérédité transformatrice. — On est habitué à considérer l'hérédité comme une force essentiellement conservatrice des caractères acquis, et à ne voir en elle que l'instrument de transmission de la forme des êtres à leur descendance. *La tachygénèse, propriété essentielle que possède l'hérédité d'accélérer les phénomènes embryogéniques, fait de cette force un élément des plus importants de transformation spontanée des formes organiques.* On lui doit presque exclusivement dans les deux Règnes des types nouveaux : les Cryptogames vasculaires, les Gymnospermes, les Angiospermes, les Gamopétales, une partie des Inséminées dans le Règne végétal ; les Trachyméduses, les Acalèphes, les Siphonophores, les Alcyonnaires, les Trématodes, les Ascidies composées, les Tuniciers pélagiques, dans le Règne animal, et elle a pris une part importante à la réalisation du type Vertébré. Elle a fait des Siphonophores flottants des animaux nageurs, créé des formes pélagiques aux dépens d'Actiniaires ou de Tuniciers fixés au sol, et a changé totalement de la sorte le genre de vie de certains animaux. Aussi bien chez les larves que chez les adultes,

elle a créé des organes nouveaux, dont le plus important est la corde dorsale des Vertébrés; elle s'est montrée l'agent modificateur par excellence des organes internes, comme le prouve en particulier l'histoire du système néphridien des Vers et des Vertébrés. Elle est arrivée à réaliser presque d'emblée la forme des éléments anatomiques. C'est grâce à elle notamment que les éléments nerveux arrivant à posséder d'un seul coup une forme et des connexions lentement et péniblement réalisées chez l'animal adulte, les phénomènes inconscients de l'*instinct* ont pris la place des phénomènes conscients de l'intelligence (1). C'est grâce à elle également que se sont produites de la même façon dans les deux Règnes les deux sortes d'éléments sexués : l'oosphère, l'anthérozoïde, le grain de pollen chez les plantes, l'œuf et le spermatozoïde chez les animaux. On lui doit, par conséquent, la génération sexuée qu'elle a ensuite déformée en créant pour une bonne part les phénomènes dits de génération alternante des Trématodes et des Salpes. Intervenant sans cesse, pour les modifier, dans les phénomènes évolutifs des êtres vivants, elle a tiré du prothalle des Cryptogames vasculaires l'endosperme des Gymnospermes, les éléments du sac embryonnaire des Angiospermes, le grain de pollen des Phanérogames; tandis que dans le Règne animal elle présidait à l'apparition des diverses sortes de métamorphoses. De sorte que, soit en ce qui concerne les formes adultes, soit en ce qui concerne les formes embryonnaires et les processus embryogéniques, l'hérédité se présente sous deux aspects en apparence opposés, en réalité intimement liés l'un à l'autre, et semble se dédoubler en une *hérédité conservatrice* et une *hérédité modificatrice*.

V. Discordance établie par la tachygénèse entre les conditions actuelles d'existence des organismes et les causes qui les ont produites. — En se substituant d'une

(1) E. Perrier, l'*Instinct* (Conférence de l'Association française pour l'avancement des Sciences, 1902).

manière de plus en plus exclusive aux causes physiologiques qui ont déterminé l'apparition des caractères, *l'hérédité établit une discordance qui peut être complète entre les formes organiques et les conditions dans lesquelles elles ont été produites.* Il en résulte qu'une étude superficielle ne permet le plus souvent d'apercevoir aucune corrélation entre les caractères présentés par certains organismes et les conditions dans lesquelles ils vivent. C'est cette discordance qui a été la principale difficulté qu'aient rencontrée les biologistes pour expliquer les organismes. Heureusement, cette discordance disparaît, en général, en partie quand on remonte la série généalogique des formes; on passe peu à peu des types en discordance complète avec leurs conditions d'existence, à d'autres chez qui les relations de cause à effet entre les conditions d'existence des animaux et les caractères qu'ils présentent sont des plus évidentes. On peut alors reconnaître comment le désaccord s'est produit. Dans certains cas, il peut être attribué presque exclusivement à la tachygénèse; dans d'autres, la tachygénèse se complique d'autres phénomènes qu'elle permet d'élucider.

Ainsi, toute l'histoire des Ascidies simples montre que les caractères de ces animaux et leurs métamorphoses sont dus à ce qu'ils se sont fixés au sol à une certaine période de leur évolution. Depuis, leurs métamorphoses ont été réalisées tout à fait indépendamment de la fixation au sol chez les Ascidies composées et sont devenues si rapides que les Salpes ont fini par cesser de se fixer et par demeurer pélagiques. A cet état, leurs caractères fondamentaux deviennent inintelligibles : c'est qu'en effet ils sont en rapport non pas avec la vie pélagique, mais avec la fixation au sol qui n'a plus lieu à aucune période de la vie de ces animaux. Une fois la notion de cette discordance acquise, certains phénomènes de développement, inexplicables sans cela, révèlent chez les ancêtres des animaux où on les observe une attitude et souvent des attitudes successives tout à fait différentes de celles qui présentent aujourd'hui leurs des-

cendants dont l'organisation devient alors facile à comprendre.

Ainsi, le fait que les larves chez presque tous les Échinodermes, celles de l'Amphioxus, traversent dans le milieu cependant symétrique où elles se développent, un état de forte dissymétrie, indique que les ancêtres de. ces animaux ont été à un certain moment couchés sur le côté, autrement dit *pleurothétiques*, comme le sont aujourd'hui tous les Lamellibranches monomyaires et tous les Poissons pleuronectes par exemple. De même, il apparaît que les Mollusques issus de Vers annelés rampants sont devenus pélagiques et qu'ils nageaient alors le dos en bas, comme le font encore nombre d'entre eux. Ainsi s'est produite leur bosse dorsale qui se constitue aujourd'hui dans des conditions tout à fait impropres à l'expliquer. Plus tard, l'animal nageur, devenu gibbeux, s'est remis à ramper sur son ventre et a dû se tordre pour ramener en avant les branchies situées d'abord en arrière et dont sa gibbosité empêchait le fonctionnement.

VI. **Reconstitution des causes qui ont déterminé les formes organiques; les principes de Lamarck.** — Ainsi, les véritables conditions dans lesquelles les organismes se sont développés peuvent être reconstituées. On s'aperçoit alors, comme la théorie de l'évolution l'implique *a priori*, que les causes qui ont déterminé l'apparition des grands types organiques sont en quelque sorte banales. Tantôt l'organisme cède simplement à l'action de forces physiques telles que la pesanteur ou la lumière; tantôt, il est par ses muscles l'agent direct de ses propres transformations.

Des changements d'orientation parfois répétés, des attitudes longtemps maintenues en vue de réaliser la plus grande somme possible de bien-être, des mouvements fréquemment répétés interviennent alors pour modifier l'organisme quelquefois d'une façon profonde et donner naissance à des types aussi importants que les Échinodermes, les Mollusques et les Vertébrés.

Nous consacrerons un prochain mémoire à démontrer quelles ont été les conséquences de la *fixation héréditaire des attitudes avantageuses*, à établir, en nous appuyant sur les données précises que fournit aujourd'hui la Science, combien étaient justes les vues de Lamarck sur les conséquences de l'usage et du défaut d'usage des organes, commandés chez les animaux par le sentiment du besoin, par ceux du bien-être et du malaise.

Il a suffi de faire appel à une propriété fondamentale de tous les organismes inférieurs, celle de se multiplier par bourgeons susceptibles de demeurer accolés, pour montrer comment se sont assemblés les matériaux constitutifs des organismes supérieurs; la conception de l'hérédité complétée par celle de la tachygénèse explique, de son côté, comment les phénomènes embryogéniques ont été réalisés et comment ils ont servi à la production de types organiques nouveaux; le fait de la fixation héréditaire des attitudes vient compléter cet ensemble de notions qui pourra être dès maintenant considéré comme constituant une théorie physiologique, à peu près complète, de la formation des organismes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Adolff (P.). — Zur Entwickelungsgeschichte des Nagethiergebisses (*Jenaische Zeitschr. für Naturwiss.*, 32 Bd, p. 347-410, 4 fig., Taf. 12-16). 1898
Agassiz (A.). — On the young stages of osseous fishes. II, Development of the flounders (*Proceed. of the american Academy of arts and sciences*, vol. XIV, p. 1-25, 8 pl.). 1878
Allmann (G. J.). — A Monograph of the fresh water Polyzoa, t. VIII, 119 p., 11 pl. (*Ray Society*, London). 1856
— A Monograph of the Gymnoblastic or tubularian Hydroids (in two parts), 450 p., 23 pl. 1881
— Report on the Hydroida (*The Voyage of H. M. S. « Challenger »*, in two parts, 55 p., 20 pl., 90 p., 39 pl.). 1883-88
Amaudrut (A.). — La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques Gastéropodes (*Ann. des Sc. nat., Zool.*, 8e série, t. VII, p. 1-288, 66 fig., pl. I-X). 1898
Andrews (E. A.). — Bifurcated Annelids (*The American naturalist*, vol. XXVI, p. 725-733, pl. XXI). 1892
— Some Abnormal Annelids (*Quarterly Journal of microsc. Science*, vol. XXXVI, p. 435-460, pl. XXXII-XXXIV). 1894
Apathy (S.). — Analyse der äussere Körperform der Hirudinen (*Mitth. aus der Zool. Stat. zu Neapel*, t. VIII, p. 153-232, pl. VIII et IX). 1888
Ariola (V.). — La métamérie et la théorie de la polyzoïcité chez les Cestodes (*Revue générale des sciences pures et appliquées*, 13e année, n° 10, p. 471-476, 4 fig.). 1902

Balfour (F. M.). — Treatise on comparative Embryology, vol. I, London, 492 p. 1880
Bataillon (E.). — Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Batraciens anoures (*Ann. de l'Univ. de Lyon*, t. II, 123 p., 6 pl.). 1891
— A propos du dernier travail de Metschnikoff sur l'atrophie des muscles pendant la métamorphose des Batraciens (*Comptes rendus de la Soc. de biologie*, t. IV, p. 185-188). 1892
— Quelques mots sur la phagocytose musculaire, à propos de la réponse de M. Metschnikoff, à ma critique (id., p. 282-283). 1892
Bateson (W.). — The early stages in the Development of Balanoglossus sp. ind. (*Quarterly Journ. of microsc. Science*, vol. XXIV). 1884
— The later stages in the Development of Balanoglossus Kovalevskyi with a suggestion on the Affinities of the Enteropneusta (*Quarterly Journ. of microsc. Science*, vol. XXV. Suppl., p. 81-122, pl. IV-IX). 1875
— Continued Account of the later stages in the Development of Balanoglossus Kovalevskyi, and of the Morphology of the Enterop-

neusta (*Quarterly Journ. of microsc. Science*, vol. XXVI, p. 512-533, pl. XXVIII-XXXIII). 1886

Bather (F. A.). — The Echinoderma (*A Treatise on Zoology*, edited by E. Ray-Lankester, part. III). 1900

Beard (J.). — On a supposed Larv of Metazoan Development (*Anat. Anz.*, 8 Jahrg., p. 22-29). 1892

— On the Phenomena of Reproduction in Animal and Plants, on antithetic Alternation of Generation, and on the Conjugation of the Infusoria (*Anat. Anzeiger*, 11 Jahrg., p. 234-255, 5 fig.). 1895

— The morphologic continuity of the Germ-cells im Raja bates (*Anatomischer Anzeiger*, vol. XVIII). 1900

— The germ-cells of Pristiurus, *ibid.*, vol. XXI. 1902

— The track of heredity in plants and animals (*Transaction of botanisch Society of Edinburgh*, Januar). 1902

Beddard (F. E.). — Oligochæta (Earthworms, etc.), and Hirudinea (Leeches) (*The Cambridge natural History*, vol. II, p. 345-408). 1896

Bedot (M.). — Note sur une larve de Vélelle (*Revue suisse de zoologie*, t. II, p. 463-466, 1 pl.). 1894

Bemmelen (J. F. van). — Over den oorsprong van de voorste ledematen en de tongspieren bij Reptilien (*Konink. Akad. van Wetensch. te Amsterdam, Afdeel Naturk.*, p. 202-205). 1888

Beneden (Ed. van). — Recherches sur la faune littorale de Belgique (Polypes) (*Mém. de l'Acad. roy. de Belgique*, vol. XXXV, 207 p., 18 pl.). 1867

— Les Anthozoaires de la « Plankton Expedition », 222 p., 16 pl., 1 carte, 59 fig. dans le texte). 1898

— et Julin (C.). — Recherches sur la morphologie des Tuniciers (*Arch. de biologie*, vol. VI, p. 237-476; pl. VII-XVI). 1886

Benham (W. B.). — Note on a new Earthworm (*Zool. Anzeiger*, t. XI, p. 72-75). 1888

Blanchard (E.). — Organisation du Règne animal. Arachnides. Paris. 1860

Blanchard (R.). — Courtes notices sur les Hirudinées (*Bull. de la Société zool. de France*, t. XVII, XVIII, XIX, XXI; *Mémoires de la Soc. zool. de France*, t. V, XIX). 1892-96

— Hirudinées de l'Italie continentale et insulaire (*Bull. Mus. Zool. anat. comp. Torino*, vol. IX, 84 p., 30 fig.). 1894

Boas (.). — Ueber den ungleichen Entwicklungsgang der Salzwasser und der Süsswasserform von Palœmonetes varians (*Zool. Jahrbuch*, t. IV). 1889

Bohn (G.). — Sur la locomotion des Vers annelés (Vers de terre et Sangsues) (*Bull. du Muséum d'Hist. nat.*, t. VII, p. 404-411). 1901

Boutan (L.). — Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle (*Arch. de Zool. expérim. et gén.*, 2e série, t. III *bis*, 4e mém., 173 p., pl. XXXI-XLIV). 1885

Bouvier (E.-L.) et Fischer (H.). — L'organisation et les affinités des Gastéropodes primitifs d'après l'Étude anatomique du Pleurotomaria Beyrichi (*Journ. de Conchyl.*, vol. L, p. 117-272, pl. II-VI). 1902

Boveri (Th.). — Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften (*Sitzungsber. Gesellsch. für Morphol. und Physiol.*, München, 5 Bd, p. 73-80, 3 fig.). 1889

— Ueber Entwickelung und Verwandtschaftsbeziehungen der Actinien (*Zeitsch. für wissensch. Zool.*, Bd XLIX, p. 461-502, pl. XXI-XXIII). 1890

BOVERI (Th.). — Die Nierencanälchen des Amphioxus. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere (*Zool. Jahrb. Abt. für Morphol.*, vol. V, p. 429-510, pl. XXXI-XXXIV, 5 fig.). 1892

— Merogenie (Y. Delage) und Ephebogenesis (B. Rawitz) neue Namen für eine alte Sache (*Anat. Anzeiger*, Bd XIX, p. 156-172). 1901

BRAEM (F.).— Was ist ein Keimblatt (*Biol. Centralbl.*, Bd XV, p. 427-443, 466-476, 491-506, 3 fig.). 1895

— Die geschlechtliche Entwickelung von Plumatella fungosa (*Zoologica, Stuttgart*, Heft 23, 96 p., 9 fig., 8 pl.). 1897

BRANDES (G.). — Germinogonie, eine neue Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (*Zeitsch. für Naturwiss.*, III, p. 420). 1898

BRAUER (A.). — Zur Kenntniss der Entwickelung Excretionsorgane der Gymnophionen (*Zool. Anz.*, Bd XXIII, p. 353-358). 1900

BROOK (G.). — Report on the Antipatharia collected by H. M. S « Challenger », vol. XXXII, p. 1-222, 15 pl., fig. 1889

BROOKS (W.-K.).—The Life History of the Hydromedusæ. A Discussion of the origin of the Medusæ and the Significance of Metagenesis (*Memoirs of Boston Soc. nat. Hist.*, vol. III, p. 359-430, pl. XXXVII-XLIV). 1886

— The genus Salpa, a Monographie (with a supplementary paper by Maynard M. Metcalf) (*Mémoire Biol. Lab. John Hopkins Univ.*, vol. II, 396 p., 28 fig., 57 pl.). 1893

— et HERRICK (F. H.). — The Embryology and Metamorphosis of the Macroura (*Nation. Acad. of Science*, vol. V, p. 379-576, 57 pl.). 1893

BUGNION (E.). — Recherches sur le développement post-embryonnaire, l'anatomie et les mœurs de l'Encyrtus fuscicollis (*Recueil zoologique suisse*, t. V, fasc. 3 et 4, p. 435-534, pl. XX-XXV). 1891

BURY (H.). — Studies in the Embryology of the Echinoderms (*Quart. Journ. of microsc. Science*, n. s., vol. XXIX, p. 409-449, pl. XXXVII-XXXIX). 1889

— The Metamorphosis of Echinoderms (*Quart. Journ. of microsc. Science*, n. s., vol. XXXVIII, p. 45-135, pl. III-IX). 1895

BUTSCHLI (O.). — Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, spec. der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten (*Morphol. Jahrb.*, Bd XII, p. 202-222, pl. XI, 12 fig.). 1886

CALDWELL (H.). — Blastopore, mesoderm and metameric segmentation (*Quart. Journ. of microsc. Sc.*, vol. XXV, p. 15-28, 1 pl.) 1885

CARLGREN (O.). — Studien über nordische Actinien (*Svenska Akad. Handl.*, Bd XXV, 138 p., 10 pl. 41 fig.). 1893

CASTLE (W.-E.). — The early Embryology of Ciona intestinalis (*Bull. of the Museum of comp. Zool. at Haward College*, vol. XXVII, p. 203-280, 13 pl.). 1896

CAULLERY (M.). — Sur la morphologie de la larve composée d'une Synascidie (Diplosomoides Lacazzii Giard) (*C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXV, p. 54-57). 1897

— et MESNIL (F.). — Sur un cas de ramification chez une Annélide (Dodecaceria concharum Œrsted) (*Zool. Anzeiger*, t. XX, p. 438-440, 3 fig.). 1897

CHABRY (L.).— Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol. de l'homme et des animaux*, t. XXIII, p. 167-319). 1887

Chatin (J.). — Morphologie comparée des pièces maxillaires, mandibulaires et labiales chez les Insectes broyeurs, 1 vol., 218 p., 8 pl. 1884
— Recherches morphologiques sur les pièces mandibulaires, maxillaires et labiales des Hyménoptères, 1 vol., 41 p., 2 pl. 1887
— Sur la dualité du labre des Insectes (*Bull. de la Soc. philom.*, t. XII, p. 49-51). 1888
— La mâchoire des Insectes, 1 vol. 202 p., 40 fig. 1897
Chauveaud (G.). — Sur le passage de la structure primaire à la structure secondaire dans le haricot (*Bull. du Mus. d'Hist. natur.*, p. 23-26, 4 fig.). 1901
— Sur le passage de la disposition alterne des éléments libériens et ligneux à leur disposition superposée dans le trocart (Triglochin) (*Ibid.*, p. 124-130, 12 fig.). 1901
— Développement des éléments précurseurs des tubes criblés dans le Thuia orientalis (*Ibid.*, p. 447-454, 6 fig.). 1902
— Passage de la position alterne à la position superposée de l'appareil conducteur, avec destruction des vaisseaux centripètes primitifs, dans le cotylédon de l'Oignon (Allium cepa) (*Ibid.*, p. 52-60, 10 fig.). 1902
Chun (C.). — Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung (*Festchr. Leuckart*, p. 77-108, 3 fig. pl. IX-XIII). 1892
— Atlantis Biologische Studien über pelagische Organismen. 1 Capitel. Die Knospungsgesetze der proliferenden Medusen (*Bibl. Zool. Chun et Leuckart*, 19 Heft, p. 1-52, 4 fig., pl. 1-2). 1895
— Cœlenterata, Bronn's Thierreich II, 2. 1897
— Ueber den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren (*Verhand. deutsch. Zool. Gesellsch.*, 7 Vers., p. 48-111, 29 fig. 1897
Claus (C.). — Zur Beurtheilung des Organismus der Siphonophoren und deren phylogonetischer Ableitung Eine Kritik von E. Hæckel's sogenannter Medusom-Theorie (*Arb. Zool. Ins. Wien*, vol. VIII, p. 159-174). 1889
Cole (F.-J.). — Observations on the structure and Morphology of the cranial nerves and Lateral sense Organs of Fishes; with special reference to the genus Gadus (*Trans. of the Linnean Society*. London, vol. VII, p. 115-221, pl. XXI-XXIII). 1898
Conte (A.). — Contributions à l'embryogénie des Nématodes (*Ann. de l'Université de Lyon*, nouv. série, fasc. 8, 133 p., 137 fig.). 1902
— et Vaney (C.). — Contributions à l'étude anatomique du Rhabdopleura Normani All. (*C. R. de l'Académie des Sciences*, 7 juillet). 1902
Cuénot (L.). — Sur la détermination du sexe chez les animaux (*Bull. Scient. de la France et de la Belgique*, t. XXXII, 5e série, vol. 1, p. 462-535). 1899

Davenport (G.-B.). — Observations on budding in Paludicella and some other Bryozoa (*Bull. of the Mus. of compar. Zool. at Harward College*, t. XXII, n° 1, p. 1-114, 3 fig., pl. I-XII). 1891
Delage (Y.). — La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. Paris, 1 vol., 878 p. 1895
— La conception polyzoïque des êtres (*Revue scientifique*, vol. X., p. 641-653, 14 fig.). 1896
— Études sur la mérogonie (*Arch. de Zool. expérim. et génér.*, 3e série, t. VII, p. 383-417, 11 fig.). 1899

Delage (Y.). — Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique et sur une théorie nouvelle de la fécondation normale (*Ibid.*, p. 511-517). 1899
— Noms nouveaux pour des choses anciennes (*Ibid.*, 3e série, t. IX, n° 3, p. XXXIII-XXXIX). 1901
— Les théories de la fécondation (*Verhandl. des V. intern. Zool. Congresses zu Berlin*, 1901, p. 121-140). 1902
— et Hérouard (E.). — Traité de zoologie concrète. 1897-1901
Dewoletzky (R.). — Offene Fragen aus der Geschichte der niederen Säuger (*Jahrb. Realgymn. Modling*, 26 p.). 1898
Dorhn (A.). — Studien zur Urgeschite des Wirbelthierkörpers : VI, Die paarigen und unpaarigen Flossen der Selachier (*Mitth. der Zool. Stat. zu Neapel*, vol. V, p. 102-195). 1884
— Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Leipzig, p. 1-15. 1875
Duerden (J. E.) — Zoophyte collecting in Bluefields Bay (*Journ. of the Institue of Jamaïca*). 1899
Duval (Mathias). — Le Placenta des Rongeurs (*Journal de l'Anat. et de la Physiol. de l'homme et des animaux, Pouchet*, 27e année, p. 24-73, 344-395, 515-612 ; 28e année, p. 58-98, 333-453, 16 pl. 1892-93

Ehlers (E.). — Ueber Palolo (Eunice viridis Grube (*Nachr. der K. Gesells. der Wissensch. zu Göttingen, mat. phys. Klasse*, pl. XIV). 1898
Eisig (H.). — Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte nebst Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Physiologie (*Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 16 Monogr., 906 p., 37 pl.). 1887
— Zur Entwickelungsgeschichte der Capitelliden (*Mitth. der Zool. station zu Neapel*, 13 Bd, p. 1-292, Taf. 1-9). 1898

Fabre (J.-H.) — Mémoire sur les hypermétamorphoses des Méloïdes (*Ann. des Sc. nat.*, 4e série, t. VII). 1857
— Souvenirs entomologiques : Études sur l'instinct et les mœurs des Insectes. Paris, Delagrave.
1re série, 328 p. 1880
2e série, 359 p. 1883
3e série, 439 p. 1886
4e série, 333 p. 1891
Faurot (E.). — Études sur l'anatomie, l'histologie et le développement des Actinies (*Arch. de Zoologie expérim. et générale*, 3e série, t. III, p. 43-262, 12 pl. 29 fig.). 1895
Faussek (V.). — Untersuchungen uber die Entwickelung der Cephalopoden (*Mith. Zool. Stat. zu Neapel*, Bd XIV, p. 83-237, 11 fig., pl. VI-X). 1900
Félix (W.). — Die Price'sche Arbeit « Development of the Excretory Organs of a Myxinoid, Bdellostoma Stouti Lockington » und ihre Bedeutung für die Lehre von der Entwickelung des Harnsystems (*Anat. Anzeiger*, Bd XIII, p. 570-599, 11 fig.). 1897
Fewkes (J. W.) — A hydroid parasitic on a fish (*Nature*, vol. XXXVI, p. 604-605). 1887
Fischer (P.) et Bouvier (E.-L.). — Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves (*Journ. de Conchyologie*. Paris, t. XXXII, p. 117-207, pl. I-III). 1892

Fletcher (J. J.). — Notes on australian Earthworms (*Proc. of the Linn. Soc. N. S. Wales*, vol. III, p. 1521-1558). 1889
Friend (H.). — « Hare-lip » in Earthworms (*Nature*, vol. XLVII, p. 316-317). 1893

Ganin (M.). — Matériaux pour servir à l'histoire du développement post-embryonnaire des Insectes (en russe) (*Soc. des Médecins et des Naturalistes de Varsovie*, 76 p., 4 pl.). — Travail résumé par Hoyer : *Protocolle der Sitzungen der Section für die Zoologie und vergleichende Anatomie der f. Versammlung russicher Naturforscher und Aertzte in Warschau im September.* 1877
Gaskell (W. H.), — Address to the physiological section on : « The origine of Vertebrates » (*British Assoc. for the Adv. of Sc., Meet. in Liverpool*, 31 p., 9 fig.). 1896
— On the origin of Vertebrates, deduced from the Study of Ammocœtes. I, The origin of the Brain ; II, The origin of the Vertebrate craniofacial skeleton (*Journ. of Anat. and. Physiol.*, vol. XXXII, p. 513-581, 7 fig. ; vol. XXXIII, p. 154-188, 6 fig., 3 pl.). 1898
Geoffroy Saint-Hilaire (E.). — Philosophie anatomique. 1818
Giard (A.). — Deuxième étude critique des travaux d'embryogénie relatifs à la parenté des Tuniciens et des Vertébrés (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, t. I, p. 397-428). 1872
— Notes sur quelques points de l'embryogénie des Ascidies (*Association française pour l'avancement des Sciences, Congrès de Lille*). 1874
— Sur la structure de l'appendice caudal de certaines larves d'Ascidies (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. LXXVIII, p. 1860). 1874
— Sur la signification du Prostome et du Blastopore, et sur la parenté des Rotifères avec les Mollusques et les Annélides (*Assoc. franç. pour l'avancement des Sciences, Congrès du Havre*). 1877
— Particularités de reproduction de certains Échinodermes en rapport avec l'éthologie de ces animaux (*Bull. scient. du département du Nord*, t. X, p. 260). 1878
— Sur l'embryogénie des Ascidies du genre Lithonephria (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. XCII, p. 1350). 1881
— Sur la progénèse (*Bull. scient. de la France et de la Belgique*, t. XVIII, p. 23). 1887
— De l'influence de l'éthologie de l'adulte sur l'ontogénie du Palæmonetes varians Leach (*C. R. de la Soc. de biol.*, 9e série, t. I). 1889
— Sur le développement comparé des types marins et d'eau douce (*Rev. scient.*, 3e série, n° 21, p. 649). 1889
— Sur la formation des organes par enterocœlie et par schizocœlie. Signification de ces processus (*C. R. de l'Acad. des Sciences*, 13 janv.). 1890
— Sur les hétérochronies embryonnaires (Arch. de Zool. Exp. et Gén. 1872, p. 422. — Principes généraux de biologie, 1877, p. XXI) (*Exposé des titres et travaux scientifiques de A. Giard*, p. 169). 1896
— Pour l'histoire de la mérogonie (*Comptes rendus de la Soc. de biologie*, p. 875-877). 1901
Graff (L. von). — Die Annelidengattung Spinther (*Zeitsch. für wiss. Zool.*, t. XLVI, p. 1-67, pl. I-IX). 1888
Grassi (B.).— I progenitori dei Miriapodi e degli Insetti. Memoria VII. Anatomia comparata dei Tisanuri e considerazioni generali sul-

l'organizzazione degli Insetti (*Atti Accad. Lincei Mem.*, vol. IV. p. 543-606, 5 pl.). 1888

Gravier (Ch.). — Recherches sur les Phyllodociens (*Bull. scient. de la France et de la Belgique*, t. XXIX, 8 pl.). 1896

— Contribution à l'étude des Annélides Polychètes de la mer Rouge (*Nouvelles Archives du Muséum*, 4e série).
1re partie, t. II, fasc. 2, p. 137-282, 6 pl., 159 fig. 1900
2e partie, t. III, fasc. 2, p. 147-268, 4 pl., 126 fig. 1901

— Sur une singulière forme hétéronéidienne du golfe de Californie (*Bull. du Muséum d'Histoire naturelle*, t. VII, p. 177-182, 10 fig.). 1901

— Sur un Cerianthaire pélagique adulte (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, 13 octobre). 1902

Haddon (A.-C.).— Revision of the british Actiniæ (*Trans. of the Roy. Dublin Society*, t. IV, p. 297-361, pl. XXXI-XXXVII). 1889

Hæckel (E.). — Anthropogénie oder Entwickelungsgeschichte des Menschen, p. 626). 1874

— Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere (*Jenaische Zeitsch. für Naturwiss*, Bd IX, p. 402-508, Taf. XIX-XXV). 1875

— Das System der Medusen (*Denksch. der med. naturw. Gesellsch. Jena*, XXVI, 672 p., atlas, 40 pl.). 1879

— Das System der Medusen; Die Craspedoten. Iéna. 1879-80

— System der Siphonophoren auf phylogenetischer Grundlage entworfen (*Jenaische Zeitchrift für Naturw.*, Bd XXII, p. 1-16). 1888

Hartlaub (Cl.). — Zur Kenntniss der Gattungen Margelopsis und Nemopsis (Vorläufige Mittheilung) (*Nachr. Ges. Wiss. Göttingen Math. Phys. Kl.*, Heft 2, 6 pl., 4 fig.). 1889

— Ueber Reproduction des Manubriums und dabei auftretende siphonophorenähnliche Polygastrie (*Verhand. deuts. Zool. Gesellsch.*, 6 Vers., p. 182-191, 4 fig.). 1896

Hatschek (B.). — Ueber Entwickelungsgeschite von Echiurus und die systematische Stellung der Echiuridæ (Gephyræi chætiferi) (*Arb. der Zool. Stat. Triest.* t. III, p. 45-79, pl. IV-VI). 1880

— Ueber Entwickelung von Sipunculus nudus (*Arb. d. Zool. Instit.*, Wien, V, p. 61-140, pl. IV-IX). 1883

Hatta (S.). — Preliminary Note on the Development of the Pronephros in Petromyzon (*Annot. Zoolog. Japon*, Tokyo, vol. I, p. 137-140). 1897

Heath (H.). — The development of Ischnochiton (*Zool. Jahrb., Morph.*, Bd XII, p. 567-656, 5 fig. pl. XXXI-XXXV). 1899

Henneguy (L.-F.). — Sur la formation de l'œuf, la maturation et la fécondation de l'oocyte chez le Distomum hepaticum (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, t. CXXXIV). 1902

Herdmann (W.-A.). — Report on the Tunicata (*Challenger Reports*).
Part. I; vol. VI. 1882
— II; vol. XIV. 1886
— III; vol. XXVII. 1888

Hertwig (O.). — Traité d'embryogénie ou histoire du développement de l'homme et des vertébrés, 2e édition française, trad. par C. Julin. 1900

Hertwig (R.). — Report on the Actiniaria dredged by H. M. S. « Challenger » (t. XXVI, p. 1-136, 14 pl.). 1888

Hertwig (Oscar et Richard). — Die Cœlomtheorie. Versuch einer

Erklärung des Mittleren Keimblattes (*Jenaische Zeitschrift*, Bd XV, p. 1-150, 3 pl.). 1881
HERTWIG (Oscar et Richard). — Studien zur Blättertheorie. Iéna, Fischer, 4 pl. fasc. I-V. 1879-83
HEYMONS (R.). — Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica L. (*Zeitsch. für Wissensch. Zool.*, Bd LIII, p. 434-537, pl. XVIII-XX). 1892
— Die Embryonalentwicklung der Dermapteren und Orthopteren, unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung monographisch bearbeitet. Iéna, 136 p., 33 fig., 12 pl. 1895
HICKSON (S. J.). — On the sexual cells and the early stages in the development of Millepora plicata (*Philosoph. Transaction*, vol. XIX, p. 193-204, pl. XXXVIII-XXXIX). 1889
— On the maturation of the ovum and the early stages in the development of Allopora (*Quaterly Journal of microscop. Science*, vol. XXX, p. 579-598, 2 fig., pl. XXXVIII). 1890
— The Medusæ of Millepora Murrayi and the gonophores of Allopora and Distichopora (*Quart. Journ. of microsc. Science*, n. s., vol. XXXII, p. 375-407, pl. 29 et 30). 1891
— On the meaning of the ampullæ in Millepora Murrayi (*Report 60, Meet. brit. Assoc. Adv. Sc.*, p. 863-864). 1891
— On the medusæ of Millepora and their relation to the medusiform gonophores of the Hydromedusæ (*Proceed. Cambridge phil. Soc.*, vol. VII, p. 147-148). 1892
— The early stages in the development of Distichopora violacea, with a short essay on the fragmentation of the nucleus (*Quart. Journ. of microsc. Science*, vol. XXXV, p. 129-158, 1 pl.). 1893
— The medusæ of Millepora (*Proceed. of the royal Soc. of London*, vol. LXVI, p. 6-10, 10 fig.). 1900
HJORT (J.). — Beitrag zur Keimblätterlehre und Endwicklungsmechanick der Ascidiónknospung (*Anat. Anzeiger*, 10 Bd, p. 215-219, 5 fig.). 1894
HOUSSAY (F.). — Études d'embryologie sur les Vertébrés (*Arch. de zool. expér. et générale*, 3e série, t. I, p. 1-94, 5 pl.). 1893
— La forme et la vie, essai de la méthode mécanique en zoologie. Paris, 924 p., 782 fig. dans le texte. 1900
HUXLEY (T. H.). — On the Anatomy and Physiology of Salpa and Pyrosoma (*Phil. Trans.*, part. I, p. 567, et *Proceed. of the Royal Society London*, vol. VI, p. 37). 1851
— On the Anatomy and Development of Pyrosoma (*Trans. Linn. Soc.*, vol. XXIII, p. 193-250, pl. XXX-XXXI). 1859
— The oceanic Hydrozoa, a Description of the Calycophoridæ and Physophoridæ observed during the Voyage of H. M. S. « Rattlesnace » in the Years 1846-50. London, 143 p., 12 pl. et fig. dans le texte). 1859

IVANZOFF (N.). — Ueber die physiologische Bedeutung des Processes der Eireifung (*Bull. de la Soc. des Natur. de Moscou*, t. XI, p. 355-367, pl. VIII). 1898

JHERING (von H.). — Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken, Leipzig. 1877
JOHNSON (H. P.). — Collateral Budding in Annelids of the genus Trypanosyllis (*The American naturalist*, vol. XXXVI, p. 295-315, 17 fig.). 1902

Julin (C.). — Recherches sur la blastogénèse chez Distaplia magnilarva et D. Rosea (*C. R. du IIIe Congres international de Zoologie*. Leyde, p. 507-524, 13 fig.). 1895

Jungersen (H.). — Ueber den Bau und die Entwickelung der Colonie von Pennatula phosphorea L. (*Zeitsch. für wissensch. Zool.*, vol. XLVII, p. 626-649, pl. XXXIX). 1888

Kathariner (L.). — Die Gattung Gyrodactylus von Nordmann (*Arb. d. Zool. Inst. Wurzburg*, Bd X, p. 125-164, pl. VII-IX). 1895

Korotneff (A.). – Ctenoplana Kovalevskyi (*Zeitsch. für wiss. Zool.*, Bd XLIII, p. 242-251). 1886

— Cunoctantha und Gastrodes (*Zeitsch. f. wissensch. Zool.*, Bd LXVIII, p. 650-657). 1888

— Zoologische Paradoxen (*Zeitsch. für wissensch. Zoologie*, Bd LI, p. 613-628, t. XXX-XXXII). 1891

Korschelt (E.) et Heider (K.). — Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Iena. 1893

Kovalevsky (A.). — Ueber die Knospung der Ascidien (Amaroucium proliferum et Didemnum styliferum) (*Arch. für mikrosk. Anatomie*, t. X, p. 441-470, pl. XXX-XXXI). 1874

— Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pyrosoma (*Arch. für mikrosk. Anat.*, vol. XI, p. 597-635, pl. XXXVII-CLI). 1875

— Ueber Cœloplana Metchnikovi (*Zool. Anz.*, vol. III, p. 140). 1880

— Beiträge zur Kenntniss der nach embryonalen Entwicklung der Musciden (*Zeitsch. für wiss. Zoologie*, Bd XLV, p. 542-594, 5 pl.). 1887

Künckel d'Herculais (J.). — Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles. Paris, G. Masson. 1875-81

— Les Insectes, édition française de Brehm, 2 vol. 1882

— Note sur les habitudes larvaires des Mylabres (*Ann. Soc. entom. de France*, t. X, 3e trim. ; *Bull.*, p. 174-175). 1890

— Les parasites des Acridiens. Développement et Hypermétamorphoses des Mylabres (*Comptes rendus de la Société de biologie*, 9e série, t. II, p. 583). 1890

— Observations sur l'hypermétamorphose ou hypnodie chez les Cantharidiens. La phase dite de pseudo-chrysalide, considérée comme phénomène d'enkystement (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, t. CXVIII, p. 360). 1894

Lacaze-Duthiers (H. De). — Développement des Coralliaires. Actiniaires sans polypiers (*Arch. de Zoolog. expériment.*, t. I, p. 289-396, pl. XI-XVI). 1872

— Développement des Coralliaires. 2e Mémoire. Actiniaires à polypiers (Astroides) (*Arch. de Zool. expériment.*, t. II, p. 269-348, pl. XII-XV). 1873

— Sur le développement des Pennatules (Pennatula grisea) et les conditions biologiques que présente le laboratoire Arago pour les études zoologiques (*C. R. Acad. des Sc. Paris*, t. CIV, p. 463-469). 1887

Lahille (F.). — Recherches sur les Tuniciers des côtes de France, Toulouse, 328 p., 176 fig. dans le texte. 1890

Lameere (A.). — L'origine des Siphonophores. Bruxelles, P. Weissenbruck, in-8°. 1902

Lang (A.). — Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandts-

chaft der Plathelminthen mit Cœlenteraten und Hirudinen (*Mitth. der Zool. Stat. zu Neapel*, Bd III, p. 187-251, 3 pl.). 1882

LANG (A.). — Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel (*Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, XI, 688 p., 39 pl., 54 fig.). 1884

— Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gasteropoden (*Vierteljahrsch. Naturforsch. Gesellsch. Zürich*, 36 Jahrg., 33 p., 22 fig.). 1891

LANKESTER (E.-Ray) et WILLEY (A.). — The Development of the atrial Chamber of Amphioxus (*Quart. Journ. of microsc. Soc.*, vol. XXXI, p. 445-466, 4 pl.). 1890

LÉCAILLON (A.). — Recherches sur l'œuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides (*Arch. d'Anat. microsc.*, 230 p., figures dans le texte, 4 pl.). 1898

LEFEBVRE (G.). — Budding in Ecteinascidia (*Anatom. Anzeiger*, Bd XIII, p. 473-483, 6 fig.). 1897

— Budding in Perophora (*Journ. of Morph., Boston*, vol. XIV, p. 367-424, pl. XXIX-XXXII). 1899

LEGROS (R.). — Développement de la cavité buccale de l'Amphioxus lanceolatus. Contribution à l'étude de la morphologie de la tête (*Arch. d'anat. microsc.*, vol. I, p. 508-542, pl. XXI-XXIII; vol. II, p. 1-44, pl. I-VIII). 1898

LENDL (A.). — Ueber die morphologische Bedeutung der Gliedmassen bei den Spinnen (*Math. und naturwiss. Berichte aus Ungarn*, Bd IV, p. 95-100). 1886

LEUCKART (A.) — Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels (*Arch. für Naturg.*, Bd XLVIII, p. 80-119, 1 pl.). 1882

LINDEN (Gräfin Marie von). — Le dessin des ailes des Lépidoptères. Recherches sur son évolution dans l'ontogénèse et la phylogénèse des espèces, son origine et sa valeur systématique (*Ann. des Sc. natur., Zool.*, 8e série, t. XIV, p. 1-144, 13 pl.). 1901

— Morphologische und physiologische Ursachen der Flügelzeichnung und Färbung der Insekten, mit besonderer Berücksichtigung der Schmetterlinge (*Verhand. d. V. intern. Zool. Congr.*, Berlin, p. 831-839). 1901

MAC-BRIDE (E. W.). — The Development of Asterina gibbosa (*Quart. Journ. of microsc. Science*, n. s., vol. XXXVIII, p. 389-411, pl. XVIII-XXIX). 1896

— The early development of Amphioxus (*Quart. Journ. of microsc. Soc.*, vol. XXXI, p. 589-613, pl. XLIII-XLV). 1898

— Further Remarks on the Development of Amphioxus (*Id.*, n. s., vol. LXIII, p. 351-366, pl. XVII). 1900

MAC-CRADY. — Of Oceania (Turritopsis) nutricola nov. sp. and the embryological history of a singular Medusan larva found in the cavity of its bell. (*Proceed. of the Elliot Society of Natural history*, p. 1, pl. VI). 1857

MAC-INTOSH (W.-G.). — Report on the Annelida Polychæta (*the Voyage of H. M. S. « Challenger »*, vol. XII). 1885

MAC-MURRICH (J. PL.). — The Actiniaria of the Bahama Islands, West Indies (*Journal of morphology*, t. III, p. 1-80, pl. I-IV). 1889

— 1, Contributions on the Morphology of the Actinozoa; 2, On the development of the Hexactiniæ (*Id.*, t. IV, p. 303-330, pl. XIII). 1891

— 3, The phylogeny of the Actinozoa (*Id.*, t. V, p. 125-164, 4 fig., pl. XI). 1892

Mac-Murrich (J. P.). — Embryology of the Isopod Crustacea (*Id.*, vol. XI, p. 63-154, pl. V-IX). 1895
Malaquin (A.). — Recherches sur les Syllidiens (*Mém. de la Soc. des sciences et arts de Lille*). 1893
Marchal (P.). — La dissociation de l'œuf en un grand nombre d'individus distincts et le cycle évolutif chez l'Encyrtus fuscicollis (Hyménoptère) (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. CXXVI, p. 662-664). 1898
— Recherches sur le développement des Hyménoptères parasites. 1902
Marion (S.-A.). — Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonnaires (*Annales du Musée d'Histoire naturelle de Marseille*, t. I, mém. n° 4, 50 p., 5 pl.). 1883
Mass (O.). — Uber Entwicklungstadien der Vorniere und Urniere bei Myxine (*Zool. Jahrb. Abth. Morpho.*, Bd X, p. 473-510, pl. XXXVIII-LXI). 1897
Masterman (A. T.). — On the Diplochorda : 1, The structure of Actinotrocha; 2, The structure of Cephalodiscus; 3, The early development and anatomy of Phoronis Buskii Mac Intosch (*Quart. Journ. of microsc. Science*, vol. XL, p. 281-366, pl. XVIII-XXVI; vol. XLIII, p. 375-418, pl. XVIII-XXI). 1897-1900
Maupas (E.). — Le rajeunissement caryogamique chez les Ciliés (*Arch. de Zool. expérim. et génér.*, 2e série, t. VII, p. 149-517, 15 pl.). 1889
— La mue et l'enkystement chez les Nématodes (*Arch. de Zool. expériment. et génér.*, 3e série, t. VII, p. 563-628, pl. XVI-XVIII). 1899
— Modes et formes de reproduction des Nématodes (*Arch. de zool. expérim. et génér.*, 3e série, t. VIII, p. 462-624, pl. XVI-XXVI). 1900
Maurice (C.) et Schulgin (M.-A.). — Embryogénie de l'Amarœcium proliferum (Ascidie composée) (*Ann. des Sc. nat., Zool.*, 6e série, t. XVII, pl. I-XIV). 1884
Metschnikoff (E.). — Vergleichende embryologische Studien. 1, Entodermbildung der Geryoniden; 2, Ueber einige Stadien der in Carmarina parasitirende Cunina Cunoctantha Hæckel (*Zeitsch. für wissench. Zool.*, vol. XXXVI, p. 433-458, pl. XXVIII). 1882
— Embryologische studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitiv-organe. — Wien, 159 p., 10 fig., atlas de 12 pl.). 1886
Metschnikoff (Elias et Ludmila). — Matériaux pour l'étude des Siphonophores et des Méduses (*C. R. de la Soc. des Amis des Sciences de Moscou*, vol. V (en russe). 1870-71
Meyer (Ed.). — Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesodermes (*Biol. Centralblatt*, Bd X, p. 296-308). 1890-91
Milne-Edwards (H.) et Haime (J.). — Histoire naturelle des Coralliaires ou Polypes proprement dits. Paris. 1857
Minchin (E. A.) — Notes on the larval and post-larval development of Leucosolenia variabilis with Remarks on the Development of other Asconidæ (*Proceed. of the Royal Society*, vol. LX, p. 42-52, 7 fig.). 1896
Mivart (S. G.). — Notes on the fins of Elasmobranchs, with consideration on the nature and homologues of the Vertebrate limbs (*Trans. of the Zool. Soc. London*, vol. X, p. 439-484). 1879
Mollier (S.). — Zur Entwickelung der Selachierextremitäten (*Anatom. Anzeiger*, 7 Jahrg., p. 351-365). 1892
Morgan (T. H.). — The Development of Balanoglossus (*Journ. of Morphology*, vol. IX, p. 1-86, pl. I-VI). 1894

Moseley (H. N.) — Report on the Hydrocorallinæ (*The Voyage of H. M. S. « Challenger »*, vol. II, p. 11-101, 209-230, 14 pl.). 1881
Müller (F.). — Für Darwin. — Trad. F. Debray (*Bull. scient du département du Nord et des pays voisins*, 2e série, 5e année, p. 354-382, 418-462 ; p. 10-47). 1882-83
Müller (P. E.) — Jagttagelser over nogle Siphoniphorer (*Naturh. Tids.*, 3e série, vol. VII, p. 261-332 et 541-547, pl. XI à XIII). 1870-71

Nassonow (N.-B.). — Morphologie des Insectes les plus inférieurs, Lepisma, Campodea et Lipura (en russe) (*Mém. de la Soc. imp. d'Anthropologie et d'Etnographie de Moscou*, t. LII, p. 15-85, 68 fig., 2 pl.). 1888
Nickerson (W.-S.). — Double Loxosomæ (*American Naturalist.*, vol. XXXIV, p. 891-895, 6 fig.). 1900
Nussbaum (J.). — Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta (*Arch. für mikrosk. Anat.*, Bd XLIX, p. 227-308). 1897

Oka (A.). — Ueber die Knospungsweise bei Syllis ramosa Mac Intosh (*Zool. Anzeiger*, t. XVIII, p. 462-464, 4 fig.). 1895

Packard (A. S.). — Zoology for Students and general Readers. New-York, H. Holtand and Co, 719 p. 1879
Payer (J. B.). — Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris, 2 vol. texte et atlas. 1857
Pelseneer (P.).— Recherches sur les Opisthobranches (*Mém. cour. de l'Acad. roy. de Belgique*, t. LIII, 157 p., 6 fig., 25 pl.). 1894
— Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques (*Mém. cour. de l'Acad. des Sc. de Belgique*, t. LVII, 112 p., 24 pl.). 1900
Pérez (Ch.). — Contribution à l'étude des métamorphoses (*Bull. Scient. de la France et de la Belgique*, t. XXXVII, p. 195-427, pl. X-XII, 32 fig. dans le texte). 1902
Perrier (Edmond). — Les colonies animales et la formation des organismes. 1881
— Mémoire sur l'organisation et le développement de la Comatule, Antedon rosaceus (*Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle*, 2e série, t. IX, 3e série, t. I et II). 1887-90
— Traité de Zoologie. 1892
— Rapport sur le prix Serres (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. CXXIII, p. 1151-1159). 1896
— L'origine des Vertébrés (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, t. CXXVI, p. 1479-1486). 1898
— Sur l'origine des formations stoloniales chez les Syllidiens (*C. R. Ac. des Sc.*, 24 février). 1902
— La fixation héréditaire des attitudes avantageuses (*Verhandl. V. internat. Zool. Congrès*, p. 336-338). 1902
— L'Instinct (*Confér. de l'Ass. franç. pour l'avancement des Sciences*). 1902
— et Pizon (A.). — L'embryon double des Diplosomidés et la tachygénèse (*C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXVII, p. 297-301). 1898
Pizon (A.). — Histoire de la blastogénèse chez les Botryllidés (*Ann. des Sc. nat., Zool.*, 7e série, t. XIV, p. 1-386, 4 fig., pl. I-IX). 1893
— Études biologiques sur les Tuniciers coloniaux fixés (*Bull. de la Soc. des sciences naturelles de l'Ouest de la France*, t. IX, p. 1-55, 16 pl.; t. X, p. 1-70, 2 pl., 3 fig. dans le texte). 1899-1900

Plate (L.). — Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen (*Zool. Jahrb.*, Suppl. p. 1-243, Taf. I-XII, 7 fig.; 4 Suppl., p. 15-216, Taf. II-XI). 1894-97
— Nachtrage zum Theil B, Fauna Chilensis, 2 Bd, 2 Hft, 5 Taf., p. 281-285, p. 586-600. 1901
Pratt (H. S.). — The embryogenic History of Imaginal Discs in Melophagus ovinus L.; together with on Account of the earlier Stages in the Development of the Insect (*Proceed. Bost. Soc. nat. Hist.*, vol. XXIX, p. 241-272, 5 fig., 7 pl.). 1900
Price (G. G.). — Development of the Excretory Organs of a Myxinoid, Bdellostoma stouti Lockington (*Zool. Jahrb. Abt. Morphol.*, Bd X, p. 205-226, pl. XVI-XVII). 1897
Pruvot (G.). — Sur l'évolution des formations stoloniales chez les Syllidiens (*C. R. Ac. des Sc.*, 17 février). 1902

Rabl (C.). — Théorie des Mesodermes (*Morph. Jahrb.*, Bd XIX, p. 65-144, 4 fig., pl. IV-VII). 1892
Redeke (H.-C.). — Kleine Beiträge zur Anatomie der Plagiostomen (*Tijdschrift Nederl. Dierk.* Ver. (2) Deel 6, p. 119-136, pl. IV et V). 1899
Rees (J. van). — Beiträge zur Kenntniss der inneren Metamorphose von Musca vomitoria (*Zool. Jahrb.*, Bd III, p. 134, 10 fig., 2 pl.). 1888
Rietsch (A.). — Études sur les Géphyriens armés ou Échiuriens (*Recueil zool. suisse*, t. III, p. 313-515, pl. XVII-XXII). 1886
Romanes (G.-J.). — L'intelligence des animaux. — Trad. franç., avec préface d'Edmond Perrier. Paris, Alcan, 2 vol. 1887
Roule (L.). — L'anatomie comparée des animaux basée sur l'embryogénie. Paris, 2 vol. 1898
— Étude sur le développement embryonnaire des Phoronidiens (*Ann. des Sc. nat., Zool.*, t. XI, p. 51-249, pl. II-XVI). 1900
Roux (W.). — Beiträge zur Entwicklungsmechanik der Embryo. Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwickelung (Post-generation) der fehlenden Korperhälfte (*Arch. path. Anat.*, 114 Bd, p. 113-154, 226-290, Taf. II-III). 1888
Ruckert (J.). — Ueber die Entstehung der Excretions-organe bei Selachier (*Arch. für Anat. und Physiol., Anat. Abth.*, p. 205-278, pl. XIV-XVI). 1888

Saint-Joseph (De). — Les Annélides polychètes de Dinard (*Ann. des Sc. natur.*, 7e série, t. I, p. 127-270, pl. VII-XII). 1886
Saint-Rémy (Dr). — La valeur morphologique des feuillets germinatifs (*Rev. gén. des Sc. pures et appliquées*, t. XII, p. 578-582). 1901
Salensky (W.). — Beiträge zur Embryonalentwickelung der Pyrosomen (*Zool. Jahrb., morph. Abt.*, vol. IV, p. 424-477, pl. XXVI-XXVIII et vol. V, p. 1-98, pl. I-VIII). 1890-91
— Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien. Ueber die Entwicklung von Diplomosa Listeri (*Mith. der Zool. Station zu Neapel*, p. 368-474, pl. XVII-XX, 1 fig.). 1894
Schulze (F.-E.). — Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien (Sycandra raphanus) (*Zeitsch für wiss. Zool.*, suppl. au t. XXV, p. 247-280, pl. XVIII-XXI). 1875
— Die Metamorphose von Sycandra raphanus (*Id.*, vol. XXXI, p. 262-295, pl. XVIII-XIX). 1878

SEDGWICK (A.). — Development of the Kidney in its relation to the Wolfian body in the Chick (*Quart. Journal of microsc. Science*, vol. XX, p. 146-166, 2 pl.). 1880
— On the development of the structure known as the « Glomerulus of the headkidney » in the Chick (*Proc. of the Cambr. Philos. Soc.*, t. III, p. 3-6). 1880
— On the early development of the anterior part of the Wolfian duct and body in the Chick, together with some remarks on the excretory system of the Vertebrata (*Quart. Journ. of the Microsc. Science*, vol. XXI, p. 432 468). 1881
— On the origine of metameric segmentation and some other morphological Questions (*Id.*, vol. XXIV, p. 43-82, 2 pl.). 1884
SEMON (R.). — Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Dargelegt an der Entwicklung dieses Organsystems bei Ichthyophis glutinosus (*Zeitsch. für Naturw.*, Iena, Bd XXVI, p. 89-203, 14 pl.). 1891
— Das Excretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbelthiere (*Festschr. Gegenbaur*, Liepzig, Bd III, p. 167-192, 2 pl.). 1897
— Das Excretionsystem der Myxinoiden (*Anatom. Anzeiger*, Bd XIII, p. 127-137). 1897
— Vorniere und Urniere (*Id.*, p. 260-264). 1897
SERRES (E.-R.-A.). — Recherches d'anatomie transcendante et pathologique. Théorie des formations et des déformations organiques appliquées à l'anatomie de Ritta-Christina et de la duplicité monstrueuse. Paris. 1832
— Précis d'anatomie transcendante appliquée à la physiologie. 1842
SIEBOLD (von Th.). — Helmintologische Beiträge (*Arch. für Naturgesch.*, Bd I, p. 45-85, pl. 1). 1835
SIMROTH (H.). — Ueber die mögliche oder wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden (*Biol. Centralbl.*, Bd XVIII, p. 54-63, 695-696). 1898
SPENGEL (J. W.). — Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken (*Zeitsch. für wissensch. Zool.*, Bd XXXV, p. 333-383, 2 f., 3 pl.). 1881
— Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte (*Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, XVIIIe Monographie, 758 p., 37 pl.). 1893
— Die Excretionsorgane von Myxine (*Anat. Anzeiger*, Bd XIII, p. 49-60, 4 fig.). 1897
— Semon's Schildrung des Mesonephros von Myxine (*Id.*, p. 211-216). 1897
STEENSTRUP (M.). — Ueber den Generationswechsel (*Fror. Tagsber.*, n° 319, *Zool.*, Bd II). 1851
STEPHAN (P.). — Recherches histologiques sur la structure du tissu osseux des Poissons (*Bull. scient. de la France et de la Belgique*, t. XXXIII, p. 283-431, 8 pl.). 1900
— De l'hermaphrodisme chez les Vertébrés (*Ann. de la Faculté des sciences de Marseille*, t. XII, fasc. 2, p. 23-157, 1 pl.). 1901

TASCHENBERG (O.). — Historische Entwicklung der Lehre von der Parthenogenesis (*Abhandl. der Naturf. Gesellsch. zu Halle*. Bd XVII, p. 365-454). 1892

THACHER (J. K.). — Median and paired fins, a contribution to the history of Vertebrate limbs (*Trans. Connect. Akad.*, vol. III, p. 281-310). 1878
— Ventral fins of Ganoids (id., vol. IV, p. 233-242). 1878
THOMAS (A.-P.). — The life-history of the liverfluke (Distomum hepaticum) (*Quart. Journ. of microsc. Science*, vol. XXIII, p. 99-133, 2 pl.). 1883
TIEGHEM (Ph. van). — L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification (*Ann. des Sc. nat.*, *Bot.*, 8ᵉ série, t. XIV). 1901

VANEY (C.). — Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères (*Ann. de l'Univ. de Lyon*, nouv. série, fasc. 9, 171 p., 4 pl.). 1902
— et CONTE (A.). — Sur des phénomènes d'histolyse et d'histogénèse accompagnant le développement des Trématodes endoparasites de Mollusques terrestres (*C. R. de l'Ac. des Sciences*, 29 avril). 1901
VARENNE (A. DE). — Recherches sur la reproduction des Polypes hydraires (*Arch. de Zoologie expérimentale et générale*, t. X, p. 611-710, pl. XXIX-XXXVIII). 1882
VERWORN (M.). — Die physiologische Bedeutung des Zellkerns (*Pflüger's Archiv*, Bd LI, p. 1-118, 6 pl.). 1891
VIGUIER (C.).— Fécondation chimique ou parthénogénèse? (*Ann. des Sc. natur., Zool.*, 7ᵉ série, t. XII, p. 87-138). 1901
— Nouvelles observations sur la parthénogénèse des Oursins (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, 10 juin). 1901
— Sur la valeur morphologique de la tête des Annélides (*Ann. des Sc. natur., Zool.*, 8ᵉ série, t. XV, p. 281-310, pl. IX). 1902
VOGT (Carl). — Sur un nouveau genre de Médusaire sessile, Lipkea ruspoliana C. V. (*Mém. de l'Inst. nat. genevois*, t. XVII, 53 p., pl. X-XI). 1887

WAGENER (R. G.). — Ueber Gyrodactylus elegans von Nordmann (*Arch. für Anat. und Physiol.*, p. 768-798, pl, XVII-XVIII). 1860
WAGNER (J.). — Recherches sur l'organisation du Monobranchium parasiticum Merejkowski (*Arch. de biol.*, t. X., p. 273-309, pl. VIII et IX). 1890
WEISMANN (A.). — Die Entwickelung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an Chironomus sp., Musca vomitaria und Pulex Canis (*Zeitsch. für wiss. Zool.*, Bd XIII). 1863
— Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Iena, 295 p., Atlas 24 pl., fig. dans le texte. 1883
WESENBERG-LUND (C.). — Biologiske Studier over Ferskvandsbryozoer (*Vid. Meddel. nat. For. Kjöbenhavn*, 8 Aarg., p. 252-363, I-XXXVI, 5 pl.). 1897
WHITMAN (C. O.). — The Leeches of Japon (*Quart. Journ. of microsc. Science*, vol. XXVI, p. 317-416, pl. XVII-XXI). 1886
WIEDERSHEIM (R.). — Das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere, mit besonderer Berüchsichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien, Iéna, 266 p., 40 fig., 17 pl. 1892
WIJHE (J. W. van). — Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern (*Arch. für mikrosk. Anatomie*, Bd XXXIII, p. 461-516, 3 pl.). 1890
— Ueber Amphioxus (*Anat. Anzeiger*, 8 Jahrg., p. 152-172). 1893
WILL (L.). — Entwickelungsgeschichte der viviparen Aphiden (*Zool. Jahrb., Morphol. Abth.*, Bd III, p. 201-286, pl. VI-X). 1888

WILLIAMS (S. R.). — Changes accompanying the migration of the eye and observations on the tractus opticus and tectum opticum in Pseudopleuronectes americanus (*Bull. of the Museum of comparative Zoölogy*, vol. XL, p. 1-57, 5 pl.). 1902
WILSON (E. B.). — The germ-bands of Lumbricus (*Journal of Morphology*, vol. I, p. 183-192, pl. VII). 1887
— The Cell-Lineage of Nereis. A contribution to the Cytogeny of the Annelid Body (*Journ. of Morphol.*, vol. VI, p. 361-470, 8 fig., pl. XV-XX). 1892
— The cell in development and inheritance, 2e édition, New-York. The Macmillan Company). 1902
WINIWARTER (H.). — Le corpuscule intermédiaire et le nombre des chromosomes du Lapin (*Arch. de biol.*, t. XVI, p. 685-707, pl. XXIX). 1899

ZEPPELIN (M.). — Ueber den Bau und die Theilungsvorgänge des Ctenodrilus monostylos, n. sp. (*Zeitsch. für wiss. Zool.*, Bd XXXIX, p. 615-652, 2 pl.). 1883
ZOJA (R.). — Sullo sviluppo dei blastomeri isolati dalle nova di alcune Meduse (e di altri organismi) (*Arch. für Entwicklungsmech.*, Bd I, p. 578-595, pl. XXI-XXIII, Bd II, p. 1-37, pl. I-IV). 1895

TABLE DES MATIÈRES

I

Historique. — Définitions.

II

La tachygénèse et le développement des parties constitutives du corps.

III

La tachygénèse dans le développement des organes.

IV

La tachygénèse et la morphologie des larves.

V

La tachygénèse dans le développement des feuillets blastodermiques, des tissus et des éléments génitaux.

CONSIDÉRATIONS

SUR LA

CONSTITUTION MUSCULAIRE DE LA RÉGION SUS-HYOÏDIENNE

CHEZ LES VERTÉBRÉS EN GÉNÉRAL [1]

Par J. CHAINE,

DOCTEUR ÈS SCIENCES,
PRÉPARATEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX.

En anatomie comparée, au point de vue de la myologie, la région sus-hyoïdienne est assurément une des régions les moins connues, et l'on peut même dire qu'elle ne l'est réellement d'une façon certaine et complète que chez l'Homme et les quelques Mammifères que l'on étudie couramment dans les laboratoires ou les amphithéâtres. Chez les autres Vertébrés, et cela même dès les Mammifères (Chéiroptères, Cétacés, Édentés, Marsupiaux, etc.), nos connaissances, sur ce sujet, sont moins nettes, plus indécises ; le plus souvent aussi, pour ces êtres, suivant les auteurs, il existe de très grandes divergences dans l'interprétation de la constitution musculaire de cette région, même parfois chez des animaux fort voisins.

Mais il est juste de faire remarquer que la constitution

(1) Dans ce travail, à l'étude des muscles qui constituent la région sus-hyoïdienne, j'ai cru utile d'y joindre celle du muscle transverse jugulaire, bien qu'il ne fasse pas partie du même groupe, parce que tous les auteurs ont considéré ce muscle comme une dépendance du mylo-hyoïdien et que très souvent le transverse jugulaire s'étend plus ou moins loin en avant sur la région sus-hyoïdienne.

musculaire de la région sus-hyoïdienne semble éminemment variable, suivant les êtres considérés. En effet, de prime abord, très peu de similitude paraît exister, par exemple, entre la région sus-hyoïdienne d'un Mammifère et celle d'un Reptile, entre celle d'un Oiseau et celle d'un Batracien. Pour montrer ces nombreuses dissemblances d'aspect, je ne puis mieux faire que de donner une rapide description, à un point de vue tout à fait général, de cette région dans les différentes classes de Vertébrés.

Les Mammifères possèdent une vaste nappe musculaire, à fibres transversales, tendue entre les deux branches de la mandibule. Sur la face dorsale de cette couche et vers la partie médiane, sont placés, sur deux plans différents, deux groupes de muscles pairs à fibres longitudinales; sur la face ventrale de cette même couche, sont situés deux muscles longitudinaux, généralement un de chaque côté de la région que nous étudions et qui eux-mêmes sont croisés, ventralement, par un muscle grêle qui se dirige plus ou moins obliquement vers la base du crâne.

Très différente est la constitution de cette région chez les Oiseaux. Chez ces êtres, il existe non plus une, mais deux couches musculaires à fibres transversales; l'une d'elles, la couche antérieure, est tendue, comme chez les Mammifères, entre les deux branches de la mandibule; l'autre, la couche postérieure, qui est souvent fort développée, est située entre les deux articulations de la mandibule avec les os carrés et peut s'étendre plus ou moins loin, en arrière, sur la partie antérieure du cou. Ces deux couches sont, généralement, en contact l'une avec l'autre au niveau de la région médiane et, au contraire, séparées latéralement par un espace plus ou moins large. Sur la face dorsale de la couche postérieure, le long de chaque bord de la région sus-hyoïdienne, se trouve un muscle qui se dirige d'arrière en avant et qui présente des rapports tout à fait particuliers avec l'appareil hyoïdien; au niveau du bord postérieur de la couche antérieure, ce muscle longitudinal se divise, dans la très grande

majorité des cas, en deux faisceaux, l'un qui s'engage sur la face dorsale de cette dernière couche, tandis que l'autre passe sur sa face ventrale. Exceptionnellement, il peut exister deux petits muscles longitudinaux vers la région médiane, sur la face dorsale de la nappe antérieure.

Chez les Crocodiliens, les Chéloniens et certains Sauriens, la disposition générale des muscles de la région sus-hyoïdienne rappelle assez bien celle que je viens de décrire chez les Oiseaux, mais chez les autres Sauriens et chez les Ophidiens, la constitution de cette région est tout à fait différente. Chez ces derniers Sauriens, il existe deux couches musculaires, à fibres transversales, ayant les mêmes dispositions que chez les Oiseaux; sur les faces dorsales de ces deux couches se trouvent deux muscles à direction longitudinale, s'étendant chacun des bords de la région à la ligne médiane. Ces muscles longitudinaux se divisent en avant en petits faisceaux dont le nombre peut varier avec les espèces; ces faisceaux s'engagent dans des boutonnières que présente latéralement la couche antérieure à fibres transversales et cheminent dès lors sur la face ventrale de cette couche. Sur la face dorsale des muscles longitudinaux sont ordinairement placés deux autres petits muscles, un de chaque côté de la ligne médiane, et dont la direction est antéro-postérieure.

La région sus-hyoïdienne des Ophidiens comprend une couche musculaire, à fibres longitudinales, très développée, séparée en deux muscles suivant la ligne médiane ; en arrière, chacun de ces muscles, qui s'étendent jusque sur les premières côtes et les premières vertèbres, peut être recouvert, sur sa face ventrale, par une formation musculaire à fibres transversales, tandis qu'en avant il se divise toujours au moins en deux chefs d'insertion. Les deux branches de la mandibule sont réunies entre elles, en avant, par une formation musculaire qui, le plus souvent, a la forme d'un X.

La région sus-hyoïdienne des Batraciens présente, vers sa région ventrale et sur le même plan, un (Anoures) ou deux

(Urodèles) muscles à fibres transversales en rapport sur leur face dorsale, le long de la ligne médiane, avec deux muscles à fibres longitudinales. Sur la face dorsale de ces dernières formations sont placés deux autres muscles toujours très développés. Enfin, dans l'angle que forment entre elles, en avant, les deux branches de la mandibule, existe, le plus souvent, un tout petit muscle à fibres transversales.

Chez les Poissons, il y a de grandes différences suivant les groupes. Je ne décrirai ici que les Téléostéens et les Chondroptérygiens. Chez les Téléostéens, on trouve deux muscles longitudinaux plus ou moins unis entre eux, et, en avant, dans l'angle que forment entre elles les deux branches de la mandibule un tout petit muscle à fibres transversales. Chez les Chondroptérygiens existent bien encore deux muscles à fibres longitudinales, mais ils sont ici recouverts, sur leur face ventrale, par une vaste formation à fibres transversales qui s'étend du sommet de la mandibule jusque sur la région branchiale et qui peut même, dans certaines espèces, se diviser en plusieurs chefs d'insertion.

Comme je l'avais fait prévoir plus haut, il résulte de ces descriptions que la constitution de la région sus-hyoïdienne varie beaucoup d'une classe à l'autre ; mais ce n'est point seulement entre les diverses classes que l'on peut noter de telles modifications. Si, en effet, on pousse l'analyse beaucoup plus loin, on constate que la dissemblance peut être aussi grande entre les ordres d'une même classe qu'elle l'est entre les classes elle-mêmes.

C'est ainsi que dans la classe des Poissons, les Chondroptérygiens et les Téléostéens n'ont aucun point de ressemblance. Les Chondroptérygiens possèdent une vaste nappe musculaire, à fibres transversales, qui manque chez les Téléostéens ; et, quant aux muscles longitudinaux, ils s'insèrent sur la ceinture scapulaire chez les Chondroptérygiens et sur l'appareil hyoïdien chez les Téléostéens.

Parmi les Batraciens, les uns n'ont qu'une seule couche à fibres transversales, les autres en ont deux ; mais, par

contre, les premiers possèdent un petit muscle situé dans l'angle antérieur de la mandibule, tandis que les derniers en sont dépourvus.

La constitution de la région sus-hyoïdienne d'un certain nombre de Reptiles rappelle celle des Oiseaux, tandis que chez les autres (Ophidiens et une partie des Sauriens), cette région offre une disposition tout à fait particulière.

Chez des Oiseaux, la couche postérieure, à fibres transversales, est simple, tandis qu'elle est double chez les autres. D'autre part, certains Oiseaux possèdent un génio-glosse et d'autres en sont dépourvus.

Chez les Mammifères, la région sus-hyoïdienne de l'Échidné est constituée sur un plan entièrement différent de celui de tous les autres êtres de cette classe. Chez les Cétacés et les Édentés, la couche musculaire à fibres longitudinales la plus ventrale, celle par conséquent qui est située au-dessous du muscle à fibres transversales, au lieu de s'insérer sur le crâne comme chez les autres Mammifères vient se fixer sur le sternum, etc., etc.

Non seulement, il existe de telles dissemblances entre les différents ordres, mais il peut en exister également de très grandes entre les représentants d'un même ordre. Je me bornerai, à ce sujet, à citer seulement quelques exemples dans chaque classe des Vertébrés.

Quelques Rongeurs possèdent un petit muscle à fibres transversales situé dans l'angle antérieur de la mandibule, tandis que la majorité de ces êtres en sont dépourvus. Le plus grand nombre des Insectivores ont un mylo-hyoïdien dédoublé en deux feuillets; chez les autres, au contraire, il est simple, par exemple chez le Crocidure aranivore (*Crocidura aranea*, Schreb.). Chez des Artiodactiles le mylo-hyoïdien présente de remarquables rapports avec le digastrique, tandis que chez d'autres ces deux muscles sont complètement distincts l'un de l'autre, Lama (*Achenia glama*, Desm.), Sanglier (*Sus scrofa*, L.), etc.

Parmi les Rapaces, la musculature de la région sus-

hyoïdienne de l'Épervier commun (*Accipiter nisus*, L.) et celle de la Chouette Effraye (*Strix flammea*, L.) par exemple, sont très dissemblables l'une de l'autre. La Huppe (*Hupupa epops*, L.) s'écarte complètement du type des Passereaux; le génio-glosse existe chez quelques Passereaux et manque chez beaucoup. Parmi les Grimpeurs, la musculature des Pics et celle des Perroquets sont très dissemblables et ne présentent entre elles absolument aucune similitude; de même, chez les Palmipèdes, la région sus-hyoïdienne semble nullement constituée sur le même plan.

Si je passe maintenant aux Reptiles, je n'aurai qu'à citer, par exemple, le Crocodile et le Gavial, aussi bien que beaucoup de Sauriens (Caméléon, Lézards, Orvet, etc.) et la plupart des Ophidiens. Pour les Batraciens et les Poissons je pourrais aussi multiplier les exemples.

De l'ensemble de tous ces faits, on est forcément amené à déduire que la constitution musculaire de la région sus-hyoïdienne est très variable suivant les êtres considérés et qu'il semble fort difficile de pouvoir comparer entre elles toutes ces multiples dispositions et surtout d'y découvrir un plan plus ou moins uniforme. C'est à cette conclusion qu'est forcément conduit tout anatomiste, tout zoologiste qui étudie cette région directement par dissection, chez un certain nombre de Vertébrés. Mais cette constatation est encore bien plus frappante si au lieu de disséquer soi-même on s'adresse aux ouvrages et aux travaux scientifiques. Dès lors la confusion est considérable et tel qui lit la description de cette région chez un animal quelconque, dans une monographie spéciale ou dans un autre mémoire, sera, très souvent, dans l'impossibilité la plus complète d'établir, non pas une homologie même légère, mais encore la moindre correspondance avec ce qu'il pourra lire concernant un autre Vertébré d'une classe différente. Aussi, si l'on ne s'adresse qu'à ces travaux, il est presque impossible d'avoir des idées générales sur la constitution de cette région dans tout l'embranchement des Vertébrés, d'y reconnaître une dispo-

sition pour ainsi dire uniforme, de savoir comment une forme tire phylogéniquement son origine d'une autre, en un mot il est impossible d'avoir pour les muscles de la région sus-hyoïdienne les notions générales d'anatomie comparée que nous possédons actuellement pour une foule d'organes ou d'appareils.

Il ne faudrait point conclure de ce qui précède que je veuille dire que tous ces travaux soient ou bien incomplets ou sans valeur. Non, bien au contraire, dans la généralité d'entre eux, le myologiste, habitué par des recherches antérieures et par de nombreuses dissections à l'étude de cette région, y trouvera certainement des renseignements qui l'aideront dans son travail de comparaison ; mais, si l'anatomiste ne s'adresse qu'à ces ressources bibliographiques, sans disséquer ou en étudiant peu les sujets eux-mêmes, la difficulté de comparaison devient très grande et le plus souvent même insurmontable. D'autre part, les recherches bibliographiques sont des plus laborieuses, car ces descriptions myologiques sont généralement enfouies au sein de travaux ou de recueils scientifiques plus généraux, où elles disparaissent plus ou moins.

Ce qui frappe beaucoup le lecteur c'est donc, malgré la valeur réelle de beaucoup de ces mémoires, les différences qui existent entre toutes ces descriptions. En somme, jusqu'ici, pour cette région, comme pour bien d'autres, à un point de vue purement myologique, le naturaliste n'a fait qu'accumuler des matériaux sans en tirer jamais aucune idée générale. Aussi les nombreuses observations que nous possédons aujourd'hui sur la myologie des Vertébrés, ainsi d'ailleurs que nos connaissances sur l'Homme et certains Mammifères, pour aussi approfondies et complètes qu'elles soient, ne constituent, en somme, que des travaux isolés, sans aucun lien entre eux.

Parmi les faits qui contribuent beaucoup à augmenter les difficultés de la comparaison, d'après la bibliographie, je dois signaler la multitude de noms que les auteurs ont

donné à un même muscle. C'est ainsi que dans la région que nous étudions plus spécialement ici, certains muscles ont reçu une foule de dénominations ; j'en ai compté plus de vingt pour le mylo-hyoïdien, plus de vingt-cinq pour le génio-hyoïdien. Aussi, depuis déjà quelque temps, les anatomistes poursuivent-ils l'unification de la nomenclature des muscles humains et de ceux des animaux. Ce n'est point ici le lieu de rappeler tous les efforts qui ont été faits dans ce but ; mais en attendant que cette longue et difficile réforme soit accomplie, on ne saurait trop s'élever contre cette fâcheuse tendance que possèdent beaucoup de naturalistes de dénommer de nouveau certains organes qu'ils étudient et de leur donner souvent des noms sans aucun rapport avec leur situation topographique, par exemple s'il s'agit des muscles.

D'autre part, certaines de ces dénominations sont absolument inacceptables. C'est ainsi que Vicq d'Azyr, chez les Oiseaux, donne le nom de *génio-hyoïdien* au mylo-hyoïdien normal; il n'y a pourtant rien de commun entre ces deux muscles et entre autres caractères différentiels particulièrement frappants, je signalerai que le génio-hyoïdien possède toujours et partout des fibres à direction longitudinale, tandis que la direction des fibres du mylo-hyoïdien est, au contraire, transversale. Mais par contre, Rathke, chez les Crocodiliens, donne le nom de *mylo-hyoideus anterior* au génio-hyoïdien typique et Hoffmann, chez les Ophidiens, celui de *mylo-hyoideus* au même muscle. Ce sont là des faits difficilement explicables de la part de tels auteurs, mais en tout cas fort regrettables par les sérieuses conséquences qu'ils peuvent avoir.

Cependant dans certains cas, il peut arriver que l'anatomiste soit dans l'obligation de créer un nom nouveau pour un muscle, soit, par exemple, que le muscle qu'il décrit ait été confondu avec une autre formation musculaire, soit, encore, qu'il ait été mal interprété par les auteurs. Dans mon travail sur l'anatomie comparée des muscles sus-hyoïdiens, le premier cas s'est présenté à moi pour un

muscle de la Grenouille qui était considéré comme un faisceau spécial du mylo-hyoïdien; le deuxième pour un muscle qui jusqu'ici avait été confondu, suivant les auteurs, soit avec le mylo-hyoïdien, soit avec le peaucier. Mais encore, avant de donner un nom à cette nouvelle formation, il faut que le fait que l'on avance soit sérieusement contrôlé par de nombreux résultats fournis tant par l'anatomie comparée que par l'embryogénie. D'autre part, lorsqu'on dénomme ce nouveau muscle, il faut, autant que possible, lui donner le même nom que celui que portent les muscles homologues dans la série des Vertébrés; c'est ce que j'ai fait pour le prétendu faisceau du mylo-hyoïdien de la Grenouile que j'ai considéré comme un muscle spécial et que j'ai appelé *transverso-hyoïdien*. Lorqu'on ne peut homologuer avec aucun autre muscle la formation que l'on étudie, ou bien lorsque ce muscle a été mal interprété dans tout l'embranchement, on doit lui donner un nom en rapport avec sa situation topographique ou avec ses insertions ; c'est ce que j'ai fait pour le muscle auquel je faisais allusion précédemment et qui avait été confondu avec le mylo-hyoïdien et le peaucier; je ne pouvais pas lui donner un nom rappelant ses insertions parce que celles-ci varient avec les classes, je l'ai dénommé *transverse jugulaire*, terme qui rappelle à la fois, sa situation et la direction de ses fibres.

D'un autre côté, d'après la bibliographie, la région sus-hyoïdienne paraît encore plus compliquée qu'elle ne l'est réellement par le fait que beaucoup d'auteurs ont décrit comme muscles de simples faisceaux musculaires.

C'est ainsi que je puis citer la vaste couche musculaire à fibres transversales des Chondroptérygiens, couche musculaire que nous avons précédemment dénommée *transverse jugulaire*. Chez la Grande Rousette (*Scyllium canicula*, Cuv.), les auteurs n'y décrivent pas moins de trois muscles pairs ; il est vrai que ces formations possèdent, dans cette espèce, une individualité assez grande, mais cependant je les considère simplement comme des chefs d'insertion pour

des raisons que j'ai longuement discutées autrefois et sur lesquelles je n'ai pas à revenir ici; je me bornerai à rappeler une des principales raisons qui m'ont conduit à ces conclusions. Comme je l'écrivais récemment encore (1), si l'on fait l'étude comparée de ce muscle chez un grand nombre de Chondroptérygiens on voit que le nombre des chefs d'insertion est moindre chez certaines espèces, par exemple les Raies et les Torpilles, qu'il ne l'est chez la Grande Roussette et qu'enfin dans certains cas même, parmi lesquels je peux citer le Marteau commun (*Zygæna malleus*, Risso) et le Bouclé (*Echinorhinus spinosus*, Blainv.), cette formation est *complètement indivise* sur toute son étendue *bien que présentant encore les multiples insertions que l'on peut constater chez les êtres où cette formation est le plus divisée*.

Je puis encore citer dans le même ordre d'idées le transverse jugulaire des Oiseaux. Chez ces êtres, le plus souvent, ce muscle est constitué par deux feuillets, un feuillet superficiel et un feuillet profond; l'anatomie comparée de ce muscle, dans l'ensemble de l'ordre, montre, en effet, d'une façon indéniable, que ces deux feuillets constituent un seul et même muscle. Un grand nombre d'auteurs, la majorité même, considère cependant chacun de ces feuillets comme un muscle spécial et leur donne un nom particulier.

Mais, si les auteurs ont décrit comme muscles de simples chefs d'insertion, ou de simples feuillets, par contre souvent aussi, ils ont pris comme chef d'insertion d'un muscle des formations musculaires tout à fait autonomes.

Souvent, en effet, le transverse jugulaire a été confondu avec le muscle peaucier (certains Oiseaux, Sauriens, etc.) ou bien avec le mylo-hyoïdien (Crocodiliens, Oiseaux, etc.). Certains faisceaux qui constituent un hyo-glosse ou un génio-glosse rudimentaires, ont été confondus avec le génio-hyoïdien chez l'Amphisbène aveugle (*Amphisbæna cæca*,

(1) J. Chaine, *Contribution à la myologie des Chondroptérygiens* (Procès verbaux de la Soc. des Sciences phys. et nat. de Bordeaux, séance du 19 décembre 1901).

Cuv.), par exemple. L'anatomie comparée de ces divers muscles dans l'embranchement des Vertébrés montre que ce sont là des formations particulières et non de simples chefs d'insertion.

D'autre part, l'embryogénie nous enseigne que, chez les Batraciens anoures, le mylo-hyoïdien des auteurs se divise en deux muscles différents, qui ont pu plus ou moins se souder l'un à l'autre dans le développement ontogénique, mais qui, primitivement, chez l'embryon sont séparés l'un de l'autre, le *mylo-hyoïdien* et le *transverso-hyoïdien*. Pour considérer le transverso-hyoïdien comme une formation autonome, je me suis non seulement appuyé sur des faits embryogéniques, mais aussi sur des renseignements qui m'ont été fournis par l'étude comparée de ce muscle dans toute la série des Vertébrés.

Bien des erreurs ont été ainsi commises parce que, le plus souvent, des facteurs très importants en myologie ont été peut-être un peu trop négligés, tels, par exemple, que l'innervation, la situation topographique, c'est-à-dire les rapports que les muscles présentent soit entre eux, soit avec les organes voisins, etc. Mais parmi tous ces facteurs, il en est surtout deux dont l'importance est particulièrement considérable, je veux parler de l'*anatomie comparée* et de l'*embryogénie*. En effet, malgré les superbes résultats qu'avait fournis l'anatomie comparée jointe à l'embryogénie dans l'étude de certains organes ou de certaines régions, la myologie comparée, dans le sens strict du mot, a toujours été plus ou moins délaissée par les naturalistes ; cependant, nous ne devons pas oublier que certains efforts ont été faits dans ce sens et que souvent on a cherché à expliquer bien des anomalies musculaires de l'Homme par des dispositions musculaires existant normalement chez d'autres Vertébrés.

Il est, en effet, incontestable, et aujourd'hui cela est admis par tous les naturalistes que les individus dérivent d'ancêtres dont ils se sont plus ou moins différenciés dans la suite des âges ; autrement dit, les êtres sont reliés les uns aux autres

par des degrés de parenté plus ou moins grands. Il en résulte que les organes des animaux qui ont ainsi évolué se sont progressivement modifiés. Si donc, l'anatomie descriptive se borne à examiner les sujets lorsqu'ils sont adultes et à grouper des faits en nombre plus ou moins considérable et souvent très différents les uns des autres, c'est à l'anatomie comparée qu'il appartient de grouper les résultats ainsi obtenus, de les comparer les uns aux autres, d'indiquer les rapports qu'ils peuvent présenter entre eux et de montrer enfin comment les dispositions dissemblables observées peuvent dériver les unes des autres.

Ce n'est, en effet, que par une étude comparée complète, dans toutes les classes des Vertébrés, que, précédemment, j'ai pu découvrir un plan uniforme pour la constitution musculaire de la région sus-hyoïdienne; je ne suis arrivé à ce résultat qu'après avoir disséqué plus de deux cents espèces. Je n'ai pas borné mes recherches aux animaux adultes, j'ai aussi étudié le développement embryonnaire des muscles de cette région. L'embryogénie m'a permis d'élucider certains points sur lesquels j'étais plus ou moins indécis, en même temps qu'elle me servait, le plus souvent, de contrôle pour les résultats que m'avait déjà donnés l'anatomie comparée elle-même. Il est incontestable, en effet, que l'embryogénie jointe à la méthode de comparaison peut faire apprécier avec justesse les relations des organes entre eux et montrer comment une région peut se modifier progressivement pour acquérir parfois une complexité extrême comme cela se présente souvent dans la région que j'étudie ici. Ces deux méthodes unies ensemble ont toujours conduit à des résultats inattendus que la seule comparaison des organes entre eux était impuissante à nous faire connaître. Ce n'est que grâce à cette double étude simultanée, anatomie comparée et embryogénie, que j'ai pu, non seulement rectifier des interprétations erronées, découvrir des ressemblances fondamentales plus ou moins masquées par des caractères différentiels souvent tout à fait secondaires, mais encore

relier entre eux les faits observés et en tirer des données générales.

D'autre part, grâce à une étude toute particulière des aponévroses, j'ai pu, non seulement relier entre eux des faits anatomiquement très différents au premier abord, mais même expliquer des dispositions assez spéciales que j'ai parfois rencontrées chez les êtres adultes ; enfin, j'ai aussi étudié avec soin l'innervation des différents muscles de cette région et j'ai pu ainsi, dans des cas douteux, homologuer des formations qui étaient considérées comme absolument différentes.

Dans le développement ontogénique de la région sus-hyoïdienne de certains Vertébrés, on constate souvent des stades embryonnaires qui rappellent avec assez de fidélité des dispositions spéciales existant normalement, à la période adulte, chez des Vertébrés plus inférieurs ; ces derniers états correspondent donc à des stades du développement phylogénique de ces muscles, encore conservés aujourd'hui ; ce ne sont donc point des dispositions particulières construites sur des plans entièrement différents, comme on aurait pu le croire tout d'abord. C'est ainsi, par exemple, que chez les têtards de Grenouille jeunes, chez lesquels les pattes postérieures ont seulement à peine commencé à paraître, la disposition des muscles de la région sus-hyoïdienne rappelle, en tous points, celle que l'on constate chez les Poissons osseux.

De sorte, que si l'on étudie et que si l'on compare les régions sus-hyoïdiennes d'un grand nombre de Vertébrés de différentes classes, on peut voir la disposition de cette région varier et subir des modifications croissantes pour aboutir en partant de l'état le plus simple aux dispositions complexes et diverses, en même temps, offertes par les Vertébrés supérieurs.

Dans la région que nous étudions plus particulièrement ici, de bons exemples de l'évolution de l'appareil musculaire nous sont fournis par le digastrique et par le transverse jugulaire.

Le *digastrique*, tel que je l'ai entendu dans un précédent travail, fait défaut chez les Poissons, peut-être aussi chez les Batraciens ; chez les Reptiles, il existe une formation musculaire qui, au premier abord, paraît très différente du digastrique des Mammifères, mais qui, cependant, présente avec ce muscle assez de caractères communs pour permettre non seulement de les comparer, mais même encore de les homologuer. Chez ces êtres, le génio-hyoïdien se clive longitudinalement en deux faisceaux; or, le faisceau externe présente, suivant les êtres considérés, un certain nombre des caractères du digastrique des Mammifères, nous lui avons donné le nom de *digastrique*. Je n'ai pas à discuter ici les faits qui m'ont conduit à considérer ce faisceau du génio-hyoïdien comme l'origine philogénique du digastrique des Mammifères, faits qui m'ont été fournis tant par l'anatomie comparée que par l'embryogénie.

Si, chez quelques Reptiles (Orvet, etc.), cette formation est intimement unie au génio-hyoïdien proprement dit (faisceau interne du génio-hyoïdien des auteurs), de manière à ne constituer ensemble qu'une couche musculaire unique, chez d'autres, elle en est plus ou moins séparée (la plupart des Ophidiens) et, en général, chez les Sauriens ces deux formations sont presque indépendantes (1).

Chez le Caméléon vulgaire (*Chameleon vulgaris*, Cuv.), le digastrique et le génio-hyoïdien sont complètement séparés l'un de l'autre et ne présentent plus entre eux que des rapports de contact et dans leur partie postérieure seulement. Enfin, chez les Chéloniens et les Crocodiliens, ils sont très éloignés et forment alors d'une façon indiscutable deux muscles distincts.

Chez les Vertébrés supérieurs, l'évolution du digastrique est bien différente suivant que l'on considère un Oiseau ou un Mammifère. Chez les Oiseaux, ce faisceau semble être

(1) Cette formation, chez les Sauriens, est le plus souvent constituée par plusieurs faisceaux semblables qui se comportent tous de la même façon.

resté plus ou moins stationnaire, il présente même une individualité bien moins grande que chez les Reptiles supérieurs (Chéloniens et Crocodiliens) et ne rappelle que ce qui se présente chez quelques Sauriens ; en somme, dans cet ordre, le digastrique paraît ne constituer qu'un chef d'insertion du génio-hyoïdien. Chez les Mammifères, au contraire, ce muscle est particulièrement développé ; toujours, chez l'adulte, il est complètement distinct du génio-hyoïdien, avec lequel il n'a même plus de rapports de contact.

Le *transverse jugulaire*, chez les Poissons cartilagineux, s'étend souvent de l'articulation intermaxillaire jusqu'au niveau de la ceinture scapulaire; chez ces êtres, il peut même se diviser en plusieurs faisceaux d'insertion que les auteurs ont considéré comme des muscles distincts. Chez les Batraciens urodèles, le transverse jugulaire ne s'étend plus que sur la partie antérieure du cou ; tandis que chez les Reptiles et les Oiseaux, souvent il ne dépasse guère le niveau des articulations postérieures de la mandibule. Chez les Mammifères, ce muscle ne consiste plus qu'en un faisceau assez grêle s'étendant de l'apophyse styloïde à l'appareil hyoïdien (*muscle stylo-hyoïdien*). Mais, en même temps que le transverse jugulaire diminue d'importance, ses insertions deviennent de plus en plus restreintes. Chez les Poissons cartilagineux, ce muscle s'attache sur la face externe des sacs branchiaux, sur l'appareil hyoïdien et sur les mandibules ; chez les Batraciens, il ne s'insère plus que sur les cornes de l'hyoïde et sur les mandibules et seulement sur les mandibules chez les Reptiles. Chez les Oiseaux, il s'insère encore sur la mâchoire inférieure ; mais, chez quelques-uns d'entre eux, il se fixe également sur le crâne. Enfin, chez les Mammifères, il s'insère toujours et seulement sur le crâne (apophyse styloïde).

Il est à remarquer que, souvent, l'évolution des muscles de la région sus-hyoïdienne est en rapport direct avec celle des parties du squelette sur lesquelles ces muscles s'insèrent.

C'est ainsi, par exemple, que cette évolution est particulièrement liée à la forme, au nombre, à la présence ou à l'absence des arcs branchiaux pour le transverse jugulaire; à la disposition et au plus ou moins grand développement de l'appareil hyoïdien pour le génio-hyoïdien ou le digastrique (pour le digastrique tel que je l'entends et non comme l'ont compris les auteurs).

Certaines dispositions spéciales observées dans la constitution de cette région peuvent être dues à des causes autres que celles énumérées ci-dessus. J'ai montré dans un précédent travail que les muscles sus-hyoïdiens proviennent par clivages successifs d'une même masse embryonnaire; le développement de ces muscles sera, évidemment, en rapport direct avec celui du feuillet dont ils dérivent. D'autres fois, le muscle s'est bien formé, mais pour une raison quelconque il a subi une régression plus ou moins totale et il a pu laisser un feuillet aponévrotique comme trace de son existence.

Quoi qu'il en soit, de ce qui précède il résulte que toutes les dispositions que peut présenter la région sus-hyoïdienne peuvent être expliquées par l'une quelconque des raisons précédentes; ces dispositions ne constituent pas des faits isolés puisqu'elles peuvent toujours être rattachées à une autre forme dont elles dérivent par suite de diverses modifications. De sorte que, puisqu'il est indéniable qu'il existe des liens généraux entre toutes ces multiples dispositions, pour aussi diverses que soit leur aspect, je suis parfaitement en droit de conclure qu'il existe dans tout l'embranchement des Vertébrés un plan absolument uniforme pour la constitution musculaire de la région sus-hyoïdienne. Pour mieux faire ressortir l'homologie indiscutable qui existe entre ces diverses dispositions j'ai annexé à ce travail une double série de schémas; la première série représente des coupes transversales de la région, la deuxième se rapporte à des coupes longitudinales. Ces schémas montrent que la région qui s'étend de l'extrémité antérieure de la mandibule jusqu'au niveau de l'appareil hyoïdien peut comprendre cinq muscles

qui offrent un développement variable suivant les classes, mais que l'on rencontre chez tous les Vertébrés. Ces cinq muscles sont :

1° Le transverse jugulaire qui consiste en une couche musculaire à fibres le plus souvent obliques, parfois transversales. Il s'insère latéralement en des points variés du squelette, suivant les espèces, et se termine, vers la région médiane, sans jamais prendre d'insertion sur le corps de l'hyoïde, sauf de très rares exceptions. Parfois, surtout chez des Oiseaux, ce muscle peut se diviser en deux faisceaux superposés. Il présente un développement très différent suivant les êtres considérés et diminue progressivement d'importance depuis les Poissons cartilagineux jusqu'aux Mammifères. Chez ces derniers êtres, il n'est même plus représenté que par un faisceau grêle s'étendant de l'apophyse styloïde à l'appareil hyoïdien (*muscle stylo-hyoïdien* des auteurs).

2° Le mylo-hyoïdien forme une couche musculaire à fibres transversales située en avant du muscle précédent, il s'étend entre les deux branches de la mandibule et ne dépasse pas en arrière les articulations de celle-ci. Ce muscle peut se dédoubler en deux feuillets plus ou moins exactement superposés. Le petit muscle transverse, situé dans l'angle antérieur de la mandibule, peut être considéré comme un feuillet du mylo-hyoïdien. Le mylo-hyoïdien proprement dit ne manque, en général, que chez les Poissons; chez les Téléostéens, il existe un muscle transverse plus ou moins développé suivant les espèces.

3° Le génio-hyoïdien qui existe chez tous les Vertébrés, consiste en une bande musculaire à fibres longitudinales; il s'étend de l'appareil hyoïdien (corps et cornes) à un point quelconque des mandibules. Ce muscle, chez les Reptiles, forme un faisceau externe que j'ai considéré, pour diverses raisons, comme représentant l'origine phylogénique du digastrique; la partie interne forme alors le génio-hyoïdien proprement dit.

Dans certains cas, le génio-hyoïdien peut être remplacé par une autre formation qui va de la mandibule à la ceinture scapulaire. Mais d'après les faits qui m'ont été fournis par l'anatomie comparée, je crois que la partie antérieure de cette formation correspond au muscle génio-hyoïdien, tandis que la partie postérieure correspond au stylo-hyoïdien.

4° Le génio-glosse manque chez beaucoup de Vertébrés (Poissons, la plupart des Urodèles, quelques Reptiles, la grande majorité des Oiseaux). Il consiste en une bande musculaire plus ou moins grêle, suivant les espèces, à fibres longitudinales, située sur la face dorsale du génio-hyoïdien dont il dérive par clivage.

5° Le digastrique qui n'existe ni chez les Poissons, ni chez les Batraciens est un muscle à fibres longitudinales, situé, en avant, sur la face ventrale du mylo-hyoïdien et, en arrière, sur la face dorsale du transverse jugulaire. Ce sont là les rapports que ce muscle présente chez tous les Mammifères. Ce sont également les rapports qu'offre le faisceau externe du génio-hyoïdien chez les Reptiles, faisceau que je considère comme l'origine philogénique du digastrique.

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

Fig. I. — Coupe transversale schématique de la région sus-hyoïdienne d'un Mammifère.
Fig. II. — Même coupe chez un Oiseau.
Fig. III. — Même coupe chez un Reptile.
Fig. IV. — Même coupe chez un Batracien.
Fig. V. — Même coupe chez un Chondroptérygien.
Fig. VI. — Même coupe chez un Téléostéen, près de la symphyse mentonnière.
Fig. VII. — Même coupe chez un Téléostéen, vers le milieu de la région sus-hyoïdienne.
Fig. VIII. — Coupe longitudinale de la région sus-hyoïdienne d'un Mammifère.
Fig. IX. — Même coupe chez un Oiseau.
Fig. X. — Même coupe chez un Reptile.
Fig. XI. — Même coupe chez un Batracien.
Fig. XII. — Même coupe chez un Chondroptérygien.
Fig. XIII. — Même coupe chez un Téléostéen.

C. sc, ceinture scapulaire. — *d*, digastrique. — *h*, appareil hyoïdien. — *g.g*, génio-glosse. — *g.h*, génio-hyoïdien. — *m*, mandibule. — *m.h*, mylo-hyoïdien. — *st.h*, stylo-hyoïdien. — *t*, transverse. — *t. j*, transverse jugulaire.

Dans toutes les figures de la planche, les différents muscles sont représentés par les traits conventionnels suivants :

++++++++	Digastrique.
- - - - - - - - -	Génio-glosse.
....	Génio-hyoïdien.
————————	Mylo-hyoïdien.
═══════════	Transverse jugulaire.

ÉTUDES

DE

QUELQUES DIPTÈRES DE L'AMBRE

Par FERNAND MEUNIER

Dans un mémoire antérieur (1), j'ai donné les diagnoses et fait quelques remarques concernant l'évolution probable de Bolbomyia Loewi, Palaeoparamesia Proosti, Palaeoedalea samlandica et Palaeopipiza xenos. Les Tabanidæ, Xylophagidæ, Leptidæ, Empidæ et Diopsidæ décrits dans ce travail m'ont été communiqués par M. le professeur Dr R. Klebs (de Königsberg).

1. Tabanidæ.

Un taon du genre Silvius Meigen a été brièvement signalé en 1850 par H. Loew (2). La parfaite conservation des deux types soumis à mon examen me permet de donner la description et la figure de l'antenne de ce rare diptère du succin.

Le genre Silvius Meigen est relativement pauvre en espèces. Schiner (3) signale trois mouches de cette famille de

(1) F. Meunier, *Description de quelques diptères de l'ambre* (Ann. Soc. scient. de Bruxelles, t. XXVI, 2e partie, 1902).
(2) H. Lœw, *Ueber den Bernstein und die Bernstein fauna Mescritz*, S. 40.
(3) Schiner, *Diptera Austriaca* (Bd I, S. 43, Wien, 1862).

la faune paléarctique et van der Wulp (1) en mentionne une de Salawatti (Asie) qui, selon M. von Osten-Sacken (2), ne peut être considérée comme un vrai Silvius.

Dans le « Prodrome of a Monograph of the Tabanidæ of the United-States », M. von Osten-Sacken (3) décrit un Silvius trifolium ♀ de Vancouver Island (Washington territory) èt fait remarquer qu'il n'a pas vu le Silvius isabellinus Wiedemann.

Macquart (4) a aussi donné des descriptions de deux Silvius, l'un du Brésil et l'autre de l'Algérie et H. Loew (5) a rigoureusement étudié cinq espèces de la Cafrerie.

1. *Silvius laticornis* Loew (Meunier). Bernsteinfauna, S. 40.

♀. Tête plus large que le thorax, assez convexe antérieurement et concave postérieurement. Yeux nus et séparés. Trois ocelles placés en triangle sur le vertex. Pipette un peu plus longue que la tête. Premier article des antennes godiforme, le deuxième cupuliforme; ces deux articles ciliés à l'apex, le troisième article très long, piriforme, fortement arrondi à l'extrémité et orné de quatre divisions également arrondies et sensiblement d'égale longueur, la dernière division conique, un peu plus longue que la troisième. Avec Wandollec, je considère qu'il existe en réalité sept articles aux antennes.

Thorax en carré arrondi comme chez *S. vituli*, Fabr. Abdomen de sept segments. Organes génitaux indistincts. Pattes robustes, les tibias antérieurs et médians un peu plus longs que les fémurs. Aux pattes antérieures, le métatarse est seulement un peu plus long que chacun des quatre articles sui-

(1) F. M. van der Wulp, *Catalogue of the described diptera from south Asia* (The Hague, 1876, p. 65).

(2) Osten-Sacken, *An. Mus. Gen.*, XVI, p. 418.

(3) Osten-Sacken, *Mem. Boston Soc. nat. hist.*, 1871-78, t. II, p. 395.

(4) Macquart, *Diptères exotiques nouveaux ou peu connus*, t. I, p. 155; Suppl. I, p. 45; Suppl. IV, p. 37.

(5) H. Lœw, *Abhandl. des Naturwissensch. Vereins für Sachsen und Thüringen*, Bd II. Berlin, 1860, ss. 93-98 (21-26).

vants qui sont d'égales longueurs. Aux pattes médianes, le métatarse est aussi long que les articles 2-4 réunis. Épines des pattes antérieures et médianes courtes, distinctes. Tibias postérieurs visiblement plus longs que les fémurs, épines plus longues que celles des antérieurs et des médians; métatarse un tiers plus long que les articles 2-5 réunis. Crochets tarsaux et pulvilles assez robustes. Nervation alaire comme chez les Silvius. Chez un des types, la troisième nervure longitudinale est ornée d'un appendice, chez l'autre elle est simple. Cellule anale courtement appendicée.

Longueur du corps 10 millimètres. Longueur alaire 8 millimètres. Largeur 3 millimètres.

Collection royale de l'ambre de Königsberg, n° 3099.

Collection Dr Klebs, n° 98.

2. Xylophagidæ.

J'ai observé deux diptères de cette famille présentant des caractères alaires voisins des Subula, Meigen. Cependant le mâle de cette forme tertiaire se distingue de ce genre par la morphologie des antennes et la femelle par un plus grand nombre d'articles à ces organes. Ce fossile s'éloigne des Rhachicerus (Hal) Walker et des Rhyphomorpha Walker de Sumatra et de Batjan. Par la forme des antennes, la ♀ de cette espèce se range parmi les Xylophagidæ et s'éloigne des Therevidæ des genres Thereva, Latreille; Psilocephala Zetterstedt et Phycus Walker avec qui elle a quelques traits de ressemblance par la topographie des nervures alaires. Les Leptidæ, dont la nervation rappelle celle des Therevidæ et de Xylophagidæ, se distinguent de ce fossile par les antennes et les organes buccaux.

2. *Lophyrophorus*, gen. nov.

♂. Antennes de vingt et un articles, et de morphologie rappelant celle des Thenthredinidæ Lophyridæ du genre Lophyrus, Latreille.

♀. Antennes de quinze articles.

♂ et ♀. Caractères alaires comme les Subula, Meigen.

2. *Lophyrophorus flabellatus*, nov. sp.

♂. Tête un plus large que le thorax. Yeux grands et réunis sur le vertex à l'exception d'un petit espace où se trouvent trois ocelles (ces organes ne sont pas bien distincts). Pipette paraissant peu allongée, papilles larges, palpes invisibles. Antennes formées de vingt et un articles : le premier assez godiforme, les deuxième et troisième articles semi-lunaires, le dernier de ces articles beaucoup plus distinct que l'autre; les articles suivants semi-lunaires, arrondis et ornés de chaque côté d'un long flabelle un peu arqué ; la partie antérieure de chacune de ces tigelles courtement mais assez densément ciliée: les deux derniers articles apicaux comme soudés (le premier arrondi, le deuxième conique), mais tous les précédents un peu pétiolés. Occiput étroit et orné de cils assez forts. Thorax robuste. Abdomen cylindrique et un peu plus longs que le thorax; tous les segments finement ponctués. Organes copulateurs indistincts. Bouton des balanciers saillant.

Ailes ayant une cellule marginale antérieure (Vorderrandzelle), une cellule marginale (Randzelle) une cellule sous-marginale (Unterrandzelle), et cinq cellules postérieures (Hinterrandzelle) dont la quatrième est courtement pétiolée, les autres cellules ouvertes. Cellule anale fermée, un peu pétiolée. La cellule basale antérieure est un peu plus longue que la postérieure. La cellule discoïdale envoie trois nervures au bord postérieur de l'aile. La nervure transversale est droite, la postérieure est inclinée du côté de la base de l'aile. Le rameau supérieur de la fourche de la troisième longitudinale est à peine sinueux. La nervure axillaire ou septième longitudinale se termine loin du bord postérieur alaire. Pattes robustes ; les hanches antérieures visiblement plus longues que les médianes et les posté-

rieures. Épines des tibias paraissant assez courtes. Tibias postérieurs un peu plus longs que ceux des deux autres paires de pattes, articles tarsaux robustes : métatarse aussi long que les articles 2-5 réunis.

Longueur du corps 6 millimètres. Longueur des antennes $1^{mm},25$. Longueur approximative des ailes 5 millimètres.

♀. Tête plus large que le thorax. Yeux séparés sur le vertex, qui paraît être orné de trois ocelles. Organes buccaux invisibles. Antennes de quinze articles, robustes, courtement ciliées et diminuant un peu de diamètre vers l'extrémité : le premier article cupuliforme, le deuxième godiforme ; les articles de la base plus larges que longs, les trois préapicaux environ aussi longs que larges ; le dernier article conique. Au premier segment abdominal (les autres sont altérés par la fossilisation), la ponctuation est aussi fine et aussi dense que chez le mâle. Pattes robustes : épines des tibias fortes. Article tarsaux ciliés, le métatarse aussi long que les articles 2-5 pris ensemble ; crochets tarsaux vigoureux, unidentés ; pulvilles bien appréciables. Caractères alaires comme chez l'autre sexe.

Longueur du corps 7 (?) millimètres. Longueur alaire $4^{mm},5$. Largeur $1^{mm},5$.

Collection royale de l'ambre : ♂ n° 190 ; ♀ n° 2 287.

Observations. — Par les caractères alaires, ce fossile se range avec les Xylophagidæ du genre Subula Meigen. Le mâle se distingue des espèces de ce genre par la curieuse morphologie des antennes, et la femelle par un plus grand nombre d'articles à ses organes (les vrais Subula ont en réalité dix articles antennaires). Ce diptère présente des caractères propres aux orthorapha et aux cyclorapha. La forme et le nombre d'articles aux antennes de cette mouche éocène me permettent de dire, avec M. B. Wandolleck (1), que les caractères des antennes des némocères sont peu critères pour établir un groupement phylogénique ration-

(1) B. Wandolleck, *Ueber die Fühlerformen der Dipteren* (Zool. Jahrb., Bd. II, s. 783).

nel de ces articulés en nemocera vera et anomala. C'est en l'absence des organes buccaux (pipette, palpes, etc.) représentant le réel degré d'évolution de ces mouches, que, me basant d'après l'aspect morphologique des ailes, je place provisoirement ce fossile parmi les Xylophagidæ.

3. Leptidæ.

Le savant diptériste M. v. Osten-Sacken a fait très justement remarquer que les *Hilarimorpha* doivent être rangés parmi les *Leptidæ* (1) et non avec les *Empidæ*. M. le professeur Dr R. Klebs m'a communiqué un fossile ayant plusieurs traits de ressemblance avec les *Hilarimorpha* Schiner (2). Il diffère des espèces de ce genre par la taille, sensiblement égale à celle des petits *Leptis*, par les caractères des antennes, par la cellule marginale ouverte et par une autre morphologie des palpes. C'est en considérant la topographie alaire de cette mouche que je suis enclin à croire que ce *Leptidæ* a des traits de parenté avec les *Hilarimorpha*. Le fossile du succin se distingue des *Atherix* Meig. et des *Chrysopila* Macq., mais paraît se rapprocher des *Leptis* par la morphologie des antennes. Je propose de nommer ce diptère éocène *Palæohilarimorpha* (3).

3. *Palæohilarimorpha bifurcata,* nov. sp.

♀ Tête à peine plus large que le thorax. Yeux grands, globulaires, distants. Trois ocelles sur le vertex. Antennes peu visibles : le dernier article paraissant conique, court;

(1) Osten-Sacken, *Hilarimorpha is a Leptid.* (Berl. Ent. Zeitsch., Bd XXXV, Heft. II, ss. 303-304).
(2) Schiner, *Diptera Austria*, Bd I, ss. 116-117.
(3) Cette désignation générique n'implique pas que je considère ce fossile comme la forme tertiaire d'où serait dérivée les *Hilarimorpha*. Elle sert à rappeler que parmi les *Leptidæ* c'est avec les *Hilarimorpha* actuels que l'espèce du succin paraît avoir le plus de ressemblance morphologique.

chète apical, long, simple. Chez les vrais *Hilarimorpha* le dernier article des antennes est assez long et le chète bi-articulé. Les palpes longs, et de même diamètre de la base à l'apex comme chez les *Leptis* (ils sont élargis à l'extrémité chez les *Hilarimorpha*). Papilles aussi larges que chez les espèces de ce dernier genre. Mésothorax et son écusson bien garni de macrochètes. Abdomen de huit segments, courtement cilié et conique comme chez les *Leptis*, les *Chrysopila*, les *Atherix*. Organes génitaux à lamelles apicales paraissant ovoïdes, assez petites. Ailes visiblement plus longues que l'abdomen. Troisième nervure longitudinale fourchue, le rameau supérieur de cette fourche sinueux. Fourche de la quatrième nervure longitudinale commençant en dessous de celle de la troisième nervure. Pas de cellule discoïdale. Cellule anale un peu ouverte. La nervure axillaire se termine à quelque distance du bord postérieur de l'aile. Hanches antérieures un tiers plus courtes que les fémurs, les médianes et les postérieures environ de la moitié de la longueur des antérieures. Tibias antérieurs sans éperon, tibias médians et postérieurs à éperons robustes. Pulvilles ciliées et empodium plus courts que les crochets tarsaux qui sont unidentés.

Longueur du corps, $4^{mm},75$. Longueur alaire, 5 millimètres. Largeur alaire, 2 millimètres.

Collection royale de l'ambre, n° 8706.

4. Empidæ.

Parmi les *Ocydrominæ* du succin, j'ai observé un diptère présentant les caractères du genre *Hoclocera* Schiner (*Dipt. austriaca*, t. I, p. 80). Cette mouche a de l'affinité avec les *Palaeoedalea*, mais se distingue de ce genre par le thorax moins gibbeux, par le premier article des antennes plus allongé, par le scutellum assez bombé, par la morphologie du chète des antennes, par les fémurs postérieurs simples et par les ongles tarsaux et leurs pelotes non ciliées en forme

de rame de chaque côté (1). Par les antennes de deux articles, ce fossile se sépare des *Microphorus* Macq., des *Xiphidicera* Macq., et de *Oustaletimyia succinorum* Meun (2).

L'étude des *Empidæ* de l'ambre paraît confirmer, une fois de plus, que la faune actuelle des diptères de cette famille devait être beaucoup plus riche en espèces pendant les temps éocènes.

4. *Hoclocera eocenica*, nov. sp.

♂. Tête globulaire, plus large que le thorax. Yeux grands. Organes buccaux à pipette de la longueur de la tête. Les trois ocelles du vertex sont insérés sur une petite protubérance. Antennes de trois articles : le premier très court, cylindrique, le deuxième un peu plus long que le premier, arrondi ; ces deux articles ciliés à l'apex, le troisième article très long et terminé par un chète apical biarticulé, arrondi à l'apex, dont la première division est deux fois plus longue que la deuxième. A 358 diamètres, on remarque que les antennes sont ornées de cils très courts. Les côtés du thorax garnis de quelques macrochètes, scutellum aplati et paraissant ne pas être orné de « bristles ». Abdomen de huit segments, cilié. Organes copulateurs robustes : les lacinia paraissant être assez courbés. Ailes très larges et visiblement plus longues que l'abdomen. La troisième nervure longitudinale est simple. La cellule discoïdale envoie trois nervures au bord postérieur de l'aile dont les deux premières sont très rapprochées. Les cellules basales antérieure et postérieure d'égales longueurs. La cellule anale un peu moins longue que les cellules précédemment citées et éloignées du bord postérieur de l'aile. Nervure anale un peu plus courte que la nervure axilaire qui est sinueuse. Lobes alaires « Flügellappen » très saillants. Pattes robustes,

(1) Pour le détail des autres caractères, Voy. : *Description de quelques Diptères de l'ambre* (*loc. cit.*, p. 6-7).

(2) *Ann. Soc. ent. de France*, t. LXII, p. CCCXXXII-CCCXXXIII. Paris, 1893.

simples; les fémurs et les tibias ornés de cils courts et de quelques longs cils. Articles tarsaux ciliés, les articles 3-4 distinctement plus courts que les autres, le métatarse environ un tiers plus long que le deuxième article, le cinquième à peine plus court que les articles 3-4 pris ensemble. Crochets tarsaux longs, mais diminuant un peu de diamètre de la base à l'apex. Pulvilles tigelliformes, ciliées en rame de chaque côté et aussi longues que les ongles. Pas d'empodium.

Longueur du corps, 3 millimètres. Longueur alaire, 2 millimètres. Largeur alaire, 0mm,75.

Collection royale de l'ambre, n° 7499.

5. Diopsinæ.

M. le professeur R. Klebs m'a communiqué un diptère de l'ambre qui, par la présence de pédoncules oculifères et d'épines au mésothorax et au scutellum, se classe parmi les insectes de cette tribu. Comme on le sait, ces mouches exotiques étaient classées, par les anciens auteurs, avec les *Sepsinæ*. Le diptère éocène de la Baltique se sépare des *Ortalinæ* du genre *Achias* Fabr. par les épines du thorax, par les nervures alaires, et par les pattes antérieures qui sont très dilatées. Les diptéristes modernes rangent aussi avec les *Achias*, les *Zygothrica* Wiedmann, et les *Plagiocephala* Macquart. Une morphologie générale, assez voisine de celle des pédoncules oculifères de cet acalyptère du succin, s'observe chez les *Diopsinæ* des genres *Diopsis* Linn, *Teleopsis* Rond, et *Sphyracephala* Say. Les *Ortalinæ* du genre *Achias* ont aussi des pédoncules oculifères. D'autres espèces de cette tribu se séparent distinctement des *Achias* et de l'espèce fossile (*Diopsinæ*) par la curieuse morphologie des articles antennaires. Parmi eux nous citerons les *Angitula* Walker, les *Phytalmia* Gerstæcker, les *Diplocorda* Osten-Sacken (ancien genre *Elaphomyia* Westwood), et les *Zygænula* Dol. (anciens genres *Pterogenia* Bigot et Gorgopis, Gerstæcker).

Par le long chète des antennes, les fémurs antérieurs dilatés et la présence d'épines au mésothorax et à l'écusson ce diptère appartient irrécusablement au genre *Sphyracephala* Say (1). Le genre *Achias* Fabr. ressemble au genre *Sphyracephala* Say et Westwood (*Diopsis* Westwood) (2) par les courts pédoncules oculifères, mais il en diffère par la nervation des ailes et par l'écusson qui est entièrement mutique. Le *Diopsinæ éocène* se distingue de *S. brevicornis* Say (Westwood) par les caractères suivants :

5. *Sphyracephala breviata*, nov. sp.

Tête distinctement plus large que le thorax, les pédoncules oculifères courts. Antennes petites et insérées à la base de ces organes : les deux premiers articles peu distincts, le troisième paraissant assez conique et orné d'un long chète dorsal. Vertex orné de quatre cils, dont deux placés à la base des yeux, et deux autres vers la partie médiane de la tête. Ocelles et organes buccaux indistincts. Aux angles postérieurs du mésothorax, il émerge un long cil. A un des côtés du même organe, on distingue une forte épine (3) se trouvant entre la base de l'aile et la place occupée par les balanciers. Scutellum plan, rectangulaire et orné postérieurement, de chaque côté, d'une forte épine terminée par un assez long cil. Westwood (*op. cit.*, p. 312) ne parle pas de ce caractère dans la description de *S. brevicornis* Say. Comme on le sait, l'abdomen de cette espèce est claviforme. La fossilisation ne permet pas de décrire la morphologie abdominale de l'espèce de l'ambre. Ailes plus longues que l'abdomen. Nervule assistante anastomosée au bord costal à peu de distance de la base de l'aile. Première nervure

(1) *American Entomology*, vol. III, pl. LII.

(2) *On Diopsis, a new genus of dipterous insects, with descriptions of twenty one species* (Trans. Linn. Soc. London, 1859, t. XVII, p. 311-312, pl. IX, fig. 20). — Voy. aussi : Wiedemann, *Auss. zweifl. Ins.*, Bd II, p. 563.

(3) L'autre épine est cachée par une bulle d'air se trouvant à l'autre côté du mésothorax.

longitudinale n'atteignant pas l'apex de cet organe. Deuxième nervure longitudinale émergeant en dessous du point où se termine la nervule assistante. Deuxième et troisième nervures longitudinales à peine convergentes. La quatrième nervure inclinée, l'axilaire se termine à quelque distance du bord postérieur de l'aile. Les nervures transversales antérieure et postérieure réunissent les longitudinales 2-3, 3-4. La cellule basale antérieure se termine vers le milieu du champ de l'aile. La cellule anale est courte. A l'exception de quelques détails, l'aile de ce fossile a la morphologie de celle de *S. brevicornis* Say.

Pattes robustes : les hanches des trois paires assez allongées, les trochanters courts. Fémurs antérieurs très dilatés et garnis en dessous de quelques épines assez courtes. Tibias de cette paire environ aussi longs que les fémurs, articles tarsaux vigoureux, bien ciliés, leur métatarse plus long que les articles 2-4 pris ensemble. Fémurs et tibias médians et postérieurs, respectivement un peu plus longs et plus larges que les antérieurs. Crochets tarsaux forts, pelotes grandes (1).

Longueur du corps 5 millimètres. Longueur alaire 3 millimètres.

Collection royale de l'ambre, n° 4014.

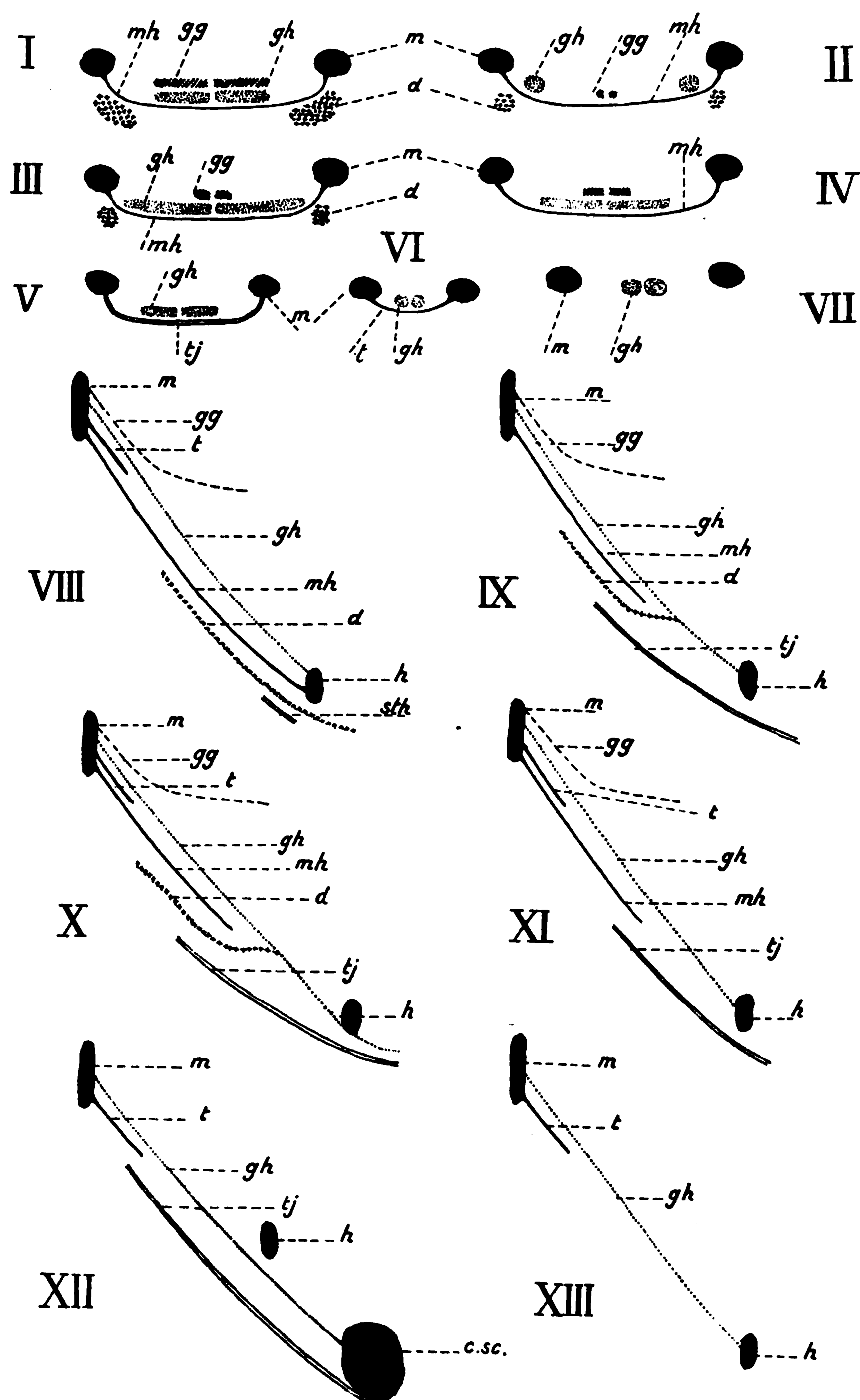
Le *Diopsinæ* du succin se distingue de *S. brevicornis* Say, de l'Amérique du Nord, par la présence de cils aux épines du scutellum et par les épines des fémurs antérieurs. Il se rapproche de cette espèce par la disposition des cils sur le vertex et par la topographie des nervures alaires.

(1) La fossilisation ne permet pas de donner plus de détails de la morphologie du dernier article tarsal.

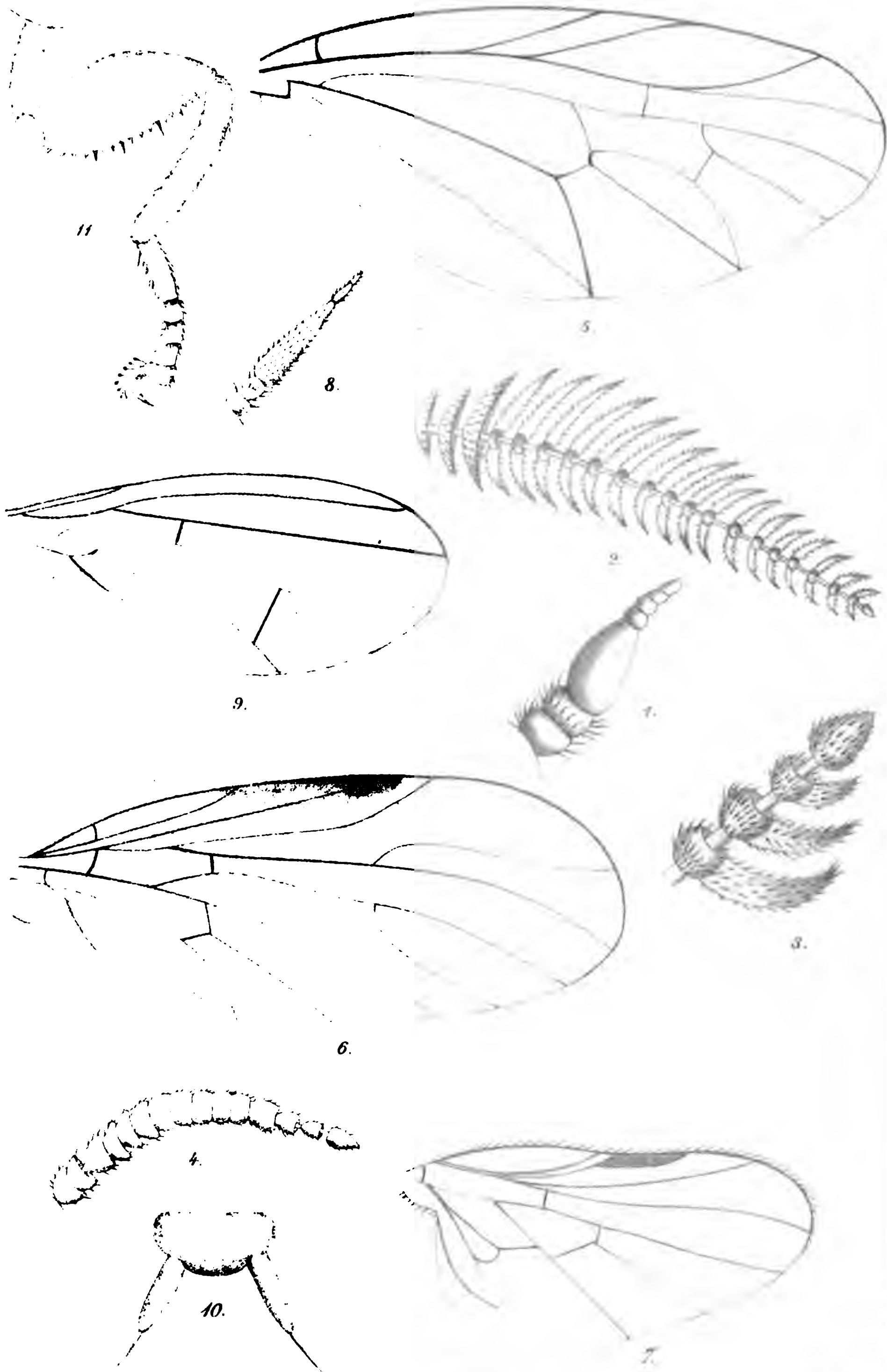
EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE II

(Tous les dessins ont été faits à la chambre claire d'Abbe.)

Fig. 1. — Antenne de *Silvius laticornis* Lœw (Meunier).
Fig. 2. — Antenne de *Lophyrophorus flabellatus*, gen. nov., sp. nov. ♂.
Fig. 3. — Partie de l'extrémité de l'antenne de ce sexe.
Fig. 4. — Antenne du même insecte. ♀.
Fig. 5. — Aile du même insecte. ♂, ♀.
Fig. 6. — Aile de *Palæohilarimorpha*, gen. nov., sp. nov. ♀.
Fig. 7. — Aile de *Hoclocera eocenica*, nov. sp. ♂.
Fig. 8. — Antenne du même insecte.
Fig. 9. — Aile de *Sphyracephala breviata*, nov. sp. (sexe indéterminable).
Fig. 10. — Scutellum du même insecte.
Fig. 11. — Patte antérieure du même insecte.



Masson et Cie, Éditeurs.



Louise Meunier del. Masson et Cie, Editeurs. Nicolet lith.

Imp. Lemercier, Paris.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE CAHIER

5074-99. — Corbeil. Imprimerie Ed. Crété.

Date Due

SEP 1976	
OCT 1976	

